Regeneration der Beine

und

Autotomie bei Spinnen.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der Hohen Philosophischen Fakultät

der Universität Leipzig

vorgelegt von

PAUL FRIEDRICH,

Zahnarzt.

Mit 2 Tafeln.

LEIPZIG

Wilhelm Engelmann

1906.

Angenommen von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Sektion auf Grund der Gutachten der Herren CHUN und PFEFFER.

Leipzig, den 20. Juni 1905.

Der Procancellar.
SEELIGER.

Sonderabdruck aus dem Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. XX. Heft 4. 1906.

Meiner teuren Mutter

in Liebe und Dankbarkeit

gewidmet.

Disposition.

I. Einleitung.
II. Regeneration bei Spinnen.
1. Rekapitulation.
2. Allgemeine Orientierung.
3. Darstellung der Versuche.
A. Schnitte durch Tarsus und Metatarsus.
B. Schnitte durch die Tibia.
C. Schnitte durch Genu, Femur und Trochanter.
D. Schnitte durch die Coxa.
E. Schnitte durch die Palpen.
F. Regeneration nach Autotomie.
III. Autotomie bei Spinnen.
1. Allgemeines.
2. Die anatomischen Grundlagen.
3. Die Mechanik der Amputation.
4. Die Autotomie als Reflexerscheinung.
IV. Vorgänge nach der Operation.
V. Schlußbetrachtung.

I. Einleitung.

Im Anschluß an die Regenerationsversuche, welche GODELMANN bei *Bacillus Rossii* ausführte, entschloß ich mich auf Anraten meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Professors CHUN, die Regeneration und Autotomie der Beine bei Spinnen eingehender zu studieren, als es in den früheren, mehr aphoristisch gehaltenen Experimenten der Fall war.

Ich wählte zu meinen Versuchen die *Tegeneria domestica*, weil dieselbe auch im Winter stets zu finden ist. Zum Fangen benutzte ich eine Pincette, da die Tegenerien gewöhnlich so tief in ihren Schlupfwinkeln sitzen, daß nur die Tarsen ihrer beiden Vorderbeine herausragen. Faßt man nun einen Tarsus vorsichtig mit der Pincette, so stürzt sich die Spinne mit großer Bravour auf den vermeintlichen Gegner und bearbeitet die Pincette mit ihren Mandibeln. Faßt man aber das Bein an der Tibia oder am Femur, so wird es bei dem geringsten Druck sofort abgeworfen.

Während des Sommers beobachtete ich mehrere Männchen und Weibchen in einigen Holzkästen, die ich mit Glaswand und Glasdeckel versehen hatte. Trotzdem war es mir nicht vergönnt, die Begattung direkt zu beobachten. Dieselbe muß aber im Monat Juli stattfinden, denn gerade zu dieser Zeit sah ich mich genötigt, die offenbar von den erregten Weibchen getöteten Männchen häufig durch neue zu ersetzen.

Die Eiablage erfolgt bei den Tegenerien im August und September. Die Eier, 20 bis 30 an der Zahl, werden von dem Weibchen mit einem feinen, filzartigen Gewebe zu einem Paket vereinigt und dann treu bewacht. Nach etwa 30 Tagen schlüpfen die jungen Spinnen aus, die bereits nach 5 Tagen sich zum erstenmal häuten. Die zweite Häutung findet 8 Tage nach der ersten, die dritte 12 Tage nach der zweiten statt. In diesem Zustand überwintern die jungen Spinnen, indem sie sich in Mauerritzen usw. verkriechen. Erst die Frühjahrssonne lockt sie wieder aus ihren Verstecken hervor.

Bedeutend seltener, und nur bei verspäteter Eiablage, überwintern die Eier der Tegenerien und werden dann von einem besonders dicken Cocon umgeben. Die jungen Spinnen kriechen dann im April aus.

Die Tegenerien häuten sich acht- bis neunmal, und zwar werden die Zeiträume zwischen den einzelnen Häutungen immer größer. Durch reichliche Nahrung kann man die Häutung beschleunigen, durch schlechte Fütterung verlangsamen. Nach der letzten, meist neunten Häutung sind die Tegenerien geschlechtsreif und haben damit ihr Regenerationsvermögen eingebüßt. Erst nach dieser letzten Häutung haben die Männchen ihr Copulationsorgan gebildet. Sie gehen nach der Begattung, soweit sie diese überhaupt glücklich überstanden haben, meist zugrunde. Nur selten findet man geschlechtsreife Männchen, die überwintern, während es anderseits Weibchen gibt, die 3 bis 4 Jahre alt werden, wie ich selbst beobachtet habe.

Die Weibchen erwiesen sich auch bei meinen Operationen bedeutend widerstandsfähiger.

Ich beobachtete mehrere hundert Häutungen und konnte feststellen, daß sie stets glatt vonstatten gingen, obwohl das Häuten der langen Beine immer große Schwierigkeiten verursachte. Ist die Chitinhaut auf dem gewölbten Rücken eingerissen, so hängt sich die Spinne in der Weise an ihr Netz, daß ihr Bauch nach oben zeigt. Sodann zieht sie mit großer Anstrengung ihre Beine gleichzeitig und ruckweise aus der alten Haut. Nach jedem Ruck muß sich die Spinne erst erholen, und während der Rumpf und die Palpen schon längst befreit sind, bedarf es noch minutenlanger, anstrengender Arbeit, um auch die Beine frei zu machen. Ist das der Spinne endlich gelungen, dann ist sie so erschöpft, daß sie selbst auf Berühren mit einem Pinselchen nicht reagiert. Sie nimmt auch den ganzen Tag keine Nahrung zu sich und vermeidet jede Bewegung. Das neue Chitinkleid ist noch weich und ist heller und lebhafter gefärbt wie das alte, wird aber allmählich härter und dunkler. Trotz der großen Anstrengung, die das Häuten der langen Beine verursacht, ging niemals die Spinne bei der Häutung zugrunde. Auch wurde niemals bei der Häutung Autotomie angewendet.

II. Regeneration bei Spinnen.

1. Rekapitulation.

Daß auch die Spinnen Regenerationsfähigkeit besitzen, ist schon Anfang des vorigen Jahrhunderts entdeckt worden. Es sei mir daher gestattet, zunächst das kurz zu rekapitulieren, was bisher über Regeneration bei den Spinnen bekannt ist.

Der erste, der Regeneration bei den Spinnen beobachtet und beschrieben hat, war Lepeletier (43) im Jahre 1812. Er hat schon richtig bemerkt, daß die Neubildung erst bei der nächsten Häutung plötzlich sichtbar wird, und daß das regenerierte Bein normal gegliedert, aber dünner und kürzer ist wie die übrigen Beine. Falsch aber ist seine Behauptung, daß die Neubildung nur stattfindet, wenn das Glied in seiner ganzen Länge bis zur Coxa abgerissen ist, und daß anderseits eine Blutung eintritt, die das Tier im Laufe des Tages zugrunde gehen läßt. Er erwähnt aber auch schon die Autotomie mit folgenden Worten: »si, saisissant la patte d'une araignée par l'extrémité des tarses, on lui laisse la liberté de faire des efforts pour s'enfuir, la patte se sépare du corps à la jointure de la cuisse

avec la hanche, et il en arrive de même, lorsque l'on tient le corps de l'araignée et que l'on tire la patte«.

Nach LEPELETIER haben BANKS (3) und HEINCKEN (33 und 34) die Regeneration der Spinnenbeine direkt beobachtet; ihre Angaben stammen aus dem Jahre 1829. HEINCKEN stellte Regeneration der Beine bei mehreren Spinnenfamilien fest. Er sah, daß der Stumpf bis zur Häutung unverändert blieb, und daß zwei bis drei Häutungen zur Vollendung des Regenerationsprozesses genügen. Er beobachtete auch schon, daß Häutung und Regeneration bei erwachsenen d. h. geschlechtsreifen Tieren ausbleibt.

Die neuesten Untersuchungen über Regeneration der verlorenen Gliedmaßen bei Spinnen von WAGNER (75) und SCHULTZ (67) stimmen in biologischer Beziehung mit den Angaben von LEPELETIER und HEINCKEN überein. Nur behauptet SCHULTZ im Gegensatz zu WAGNER, daß auch die männlichen Palpen regeneriert werden, was ich nach meinen Versuchen aber entschieden bestreiten muß.

WAGNER hat zwar nach Schnitten durch den Femur Autotomie der Beine bemerkt, hat aber die falsche Meinung, daß die Spinnen die verletzten Beine an die Kiefern führten und sie bis zur Coxa abrissen.

In histologischer Beziehung ist die Arbeit von SCHULTZ genauer. Seine Angaben, daß die Wunde zunächst durch ein Chitinpfröpfchen geschlossen wird, das durch Blutzellen gebildet wird, daß unter diesem Pfröpfchen dann eine Degeneration und später eine Regeneration der Gewebe vor sich geht, muß ich vollauf bestätigen.

Im Einklang mit den Angaben von BARFURTH, NAUWERK (54), FRAISSE (24) und andern Forschern, welche bei Wirbeltieren nachwiesen, daß die neuen Muskelfasern aus Teilen der früheren Muskelsubstanz, den sog. Sarcoblasten, entstehen, wies SCHULTZ dasselbe Verhalten auch bei den Wirbellosen nach.

Dasselbe stellte auch BORDAGE (14) bei den Orthopteren, Arachniden, Myriopoden und Decapoden fest.

2. Allgemeine Orientierung.

Wie schon erwähnt, benutzte ich zu meinen Versuchen hauptsächlich die Tegenerien, die mir hierzu sehr geeignet erschienen und es in der Tat auch waren. Ich beschränkte mich jedoch nicht auf diese Familie allein, sondern machte dieselben Versuche an allen bei uns einheimischen Spinnen und hatte überall dieselben guten Erfolge. Nur bei der *Argyroneta aquatica* erhielt ich sowohl in

bezug auf Regeneration als auch auf Autotomie vollständig negative Resultate. Hierauf will ich in der Schlußbetrachtung noch näher eingehen.

Die Versuchstiere hielt ich in Gläsern, die mit Gaze verschlossen waren, und zwar jedes Tier gesondert. Diese Vorsicht war, abgesehen von einer zuverlässigen Kontrolle, deswegen geboten, weil auch die Tegenerien sich nicht gegenseitig schonen. Die Gläser wurden nummeriert und mit Zetteln versehen, auf denen die Geschichte jedes einzelnen Tieres bemerkt war. Außerdem wurde über jedes Versuchsobjekt genau Buch geführt. Die Operation nahm ich mit einer kleinen haarscharfen Schere vor, denn es muß bei der Operation auch die geringste Quetschung vermieden werden, da das Bein sonst sofort abgeworfen wird. Die Schere wurde vor der Operation jedesmal ausgeglüht, um eine Infektion zu vermeiden. Denn Sauberkeit sowie reichliche Nahrung waren die Grundbedingungen für den Erfolg. Trotz aller Vorsicht gingen Hunderte von Tegenerien an ihren Verletzungen zugrunde, da immer eine mehr oder weniger starke Blutung eintrat.

Die Regeneration vollzieht sich bei den Spinnen in dem Zeitraum zwischen zwei Häutungen langsam unter der Haut, ohne daß während dieser Zeit äußerlich etwas bemerkbar ist. Erst nach der nächsten Häutung ist das regenerierte Bein auf einmal in seiner ganzen Länge sichtbar. Hieraus geht hervor, daß das regenerierende Bein notgedrungen spiralig wachsen muß.

Nach Bordage (12) sind die Gliedmaßen bei der Regeneration zu einer Spirale aufgerollt, wenn das Ersatzglied von Anfang an weich ist, dagegen geradlinig, wenn es turgesciert oder sich »par une cause quelconque« sehr langsam regeneriert. Bordage stellte das spiralige Wachsen des Ersatzgliedes unter andern auch bei den Araneiden fest. Er beobachtete ferner, daß das junge Glied seine spiralige Anlage bis zur zweiten, ja bis zur dritten Häutung beibehielt. Dies konnte ich bei den Spinnen niemals beobachten. Unmittelbar nach der Häutung zeigten sich ja mitunter an dem regenerierten Spinnenbein einige leichte Knickungen, aber schon nach wenigen Minuten waren sie geschwunden, da das Bein schnell erstarkt.

Die Tatsache, daß das regenerierende Bein bis zur nächsten Häutung nicht sichtbar ist, stellte schon Brindley (18) für alle Tracheaten fest, während nach seinen Angaben im Gegensatz dazu bei den Crustaceen das Regenerat langsam aus dem Stumpf hervorwächst. In diesem Punkt stehen die Angaben von Brindley im

Widerspruch mit jenen von Klein (38), insofern nach letzterem die verlorenen Gliedmaßen der Kruster, vor allem die Scheren, unter dem Panzer regenerieren und erst in Tätigkeit treten, sobald dieser bei der Häutung abgeworfen wird. Diese Beobachtung Kleins wird von Morgan (50) bestätigt. Morgan stellte fest, daß bei den Krabben die Gliedmaßen nicht allmählich regeneriert werden, sondern bei der nächsten Häutung plötzlich erscheinen.

Während Godelmann bei *Bacillus Rossii* feststellte, daß eine tief eingreifende Operation die Häutung des Insekts beschleunigte, konnte ich bei den Spinnen gerade das Gegenteil beobachten. Hier wurde die Häutung meist so lange verzögert, bis sich die Regeneration vollzogen hatte. Nur wenn ich bei älteren Tieren die Operation kurz vor der zu erwartenden Häutung ausführte, hatte sich das Bein in der kurzen Zeit nicht bilden können und erschien erst nach der nächsten Häutung.

Überhaupt spielt das Alter der Versuchstiere bei der Regeneration eine wesentliche Rolle. Je jünger das Tier ist, desto widerstandsfähiger ist es gegen äußere Einflüsse, und desto größer ist seine Regenerationskraft. Diese Wahrnehmung möchte ich durch das folgende Beispiel belegen. Ich ließ zwei weibliche Tegenerien das erste, zweite und vierte rechte und das vierte linke Bein autotomieren. Die jüngere Tegenerie hatte vier Häutungen durchgemacht und häutete sich 29 Tage nach der Operation zum fünftenmal. Sie hatte alle vier Beine regeneriert (Fig. 1).

Die ältere Tegenerie, die schon sieben Häutungen hinter sich hatte, häutete sich 31 Tage nach der Operation zum achtenmal und hatte nur das erste rechte Bein regeneriert (Fig. 2). Dieses Bein mußte auch die Spinne am meisten nötig haben, erstens weil auf der rechten Seite ja nur ein Bein vorhanden war, und zweitens weil die Vorderbeine zum Ergreifen der Beutetiere dienen. Bei der nächsten und letzten Häutung, die nach 35 Tagen stattfand, war das vierte rechte Bein regeneriert. Es waren also hier zur Regeneration von zwei Beinen auch zwei Häutungen nötig, während die jüngere Spinne nach einer einzigen Häutung vier Beine regenerieren konnte.

Nächst dem Alter der Tiere ist die Ernährung von großem Einfluß auf die Regeneration. Durch reichliche Nahrungszufuhr kann man die Häutung, mithin auch die Regeneration beschleunigen und umgekehrt. Bei schlechter Fütterung findet zwar noch Häutung, aber keine Regeneration mehr statt.

In einem Falle gelang es mir, durch schlechte Fütterung eine

Mißbildung zu erzielen. Ich schnitt einer weiblichen Tegenerie das erste linke Bein in der Mitte der Tibia ab und fütterte sie schlecht. Die nächste Häutung fand erst nach 39 Tagen statt. Das Bein war zwar regeneriert, aber stark verkümmert. Jede Gliederung und Gelenkverbindung fehlte. Während das entfernte Stück 12 mm lang war, maß das Regenerat nur 3 mm und trug an seiner Spitze eine einzige stark verkümmerte Kralle (Fig. 3).

In allen andern Fällen war das regenerierte Bein stets normal gegliedert und zeigte nie eine Verwachsung einzelner Glieder im Gelenk. Es unterscheidet sich jedoch durch seine milchweiße Farbe und seine geringe Größe von den normalen Beinen. Es wird aber allmählich dunkler und hat nach 2 bis 3 Tagen die normale Färbung angenommen. Doch fehlen noch die großen Stachelhaare und Borsten, während die kleinen Haare vorhanden sind (Fig. 4). Nach einigen weiteren Häutungen hat das regenerierte Bein die Größe des entsprechenden normalen erreicht, denn das Wachstum eines in Regeneration befindlichen Beines ist ein bedeutend schnelleres als das der übrigen Beine. Es unterscheidet sich dann durch nichts mehr von den übrigen Beinen. Doch ist eine so vollkommene Regeneration nur bei jüngeren Tieren möglich, während bei älteren Exemplaren das regenerierte Bein nie seine volle Größe wieder erreicht.

3. Darstellung der Versuche.

A. Schnitte durch Tarsus und Metatarsus.

Bei Schnitten durch den Tarsus, den Metatarsus, das Tarso-, Metatarsal- und das Metatarso-Tibialgelenk fand niemals Autotomie statt. Die Tiere überstanden die kleine Operation auch gut, da in diesen Fällen die Blutung meist gering war. Die Regeneration erfolgte hier von dem verletzten Gliede aus und zwar wie schon erwähnt so, daß vor der Häutung äußerlich nichts von der Regeneration zu sehen war. Der regenerierte Teil setzte sich scharf von dem übrigen Bein ab, da er bedeutend dünner war, zeigte aber stets die normale Gliederung. Besonders auffallend aber war der Größenunterschied gegenüber den normalen Beingliedern. Die regenerierten Glieder hatten nämlich nur $^1/_3$ der normalen Länge; nach der zweiten und dritten Häutung waren sie zwar gewachsen, erreichten aber erst nach der vierten Häutung ihre volle Größe. Fig. 5 *a* zeigt uns einen regenerierten Tarsus und Metatarsus nach der ersten, *b* nach der dritten Häutung. Die Glieder sind zwar gewachsen, haben aber noch nicht ganz ihre normale Größe erreicht.

Wenn also auch die Regenerationskraft von der Schnittfläche aus nicht groß ist, so sehen wir doch, daß sie allen Teilen des Beines eigentümlich ist. Schultz (67) hält dies für einen Beweis, daß die Regeneration nicht nur eine Anpassungserscheinung ist, wie es Weismann (78) annimmt, denn in der Natur käme eine Spinne niemals in die Lage, ein Bein an einer andern Stelle zu verlieren als am Trochanter-Coxalgelenk. Dies ist allerdings richtig. Hat eine Spinne ein oder mehrere Beine in der Natur verloren, so sind sie stets zwischen Coxa und Trochanter abgeworfen. Zwar konnte auch ich niemals eine Ausnahme von dieser Regel beobachten, aber es ist doch wahrscheinlich, daß in der Natur auch Verletzungen an andern Stellen des Beines vorkommen können. Solche Verwundungen werden z. B. durch den Biß unsrer kleinen Saurier veranlaßt werden können, vorausgesetzt, daß der Biß stark ist, und das Bein nicht zu sehr gequetscht wird. Mir gelang es oft, durch einen starken Ruck mit der Pincette ein Abreißen des Beines am Metatarso-Tibialgelenk zu bewirken.

Aber selbst wenn solche Verletzungen in der Natur jetzt nicht mehr vorkämen, wäre dies noch kein Beweis gegen die Weismannsche Theorie. Denn die Fähigkeit zur Regeneration ist älter als die der Autotomie. Ehe also die Spinnen die Fähigkeit zur Autotomie erlangt hatten, werden sie ihre Beine an allen möglichen Stellen verloren haben, denn gerade die langen Beine boten ihren Verfolgern gute Angriffspunkte. Entkamen die Spinnen zufällig nach Verlust eines oder mehrerer Beinglieder, so mußte eben die Regeneration vom Wundrand aus erfolgen. In den meisten Fällen werden sie aber ihren Gegnern zum Opfer gefallen sein, so daß, um die Art zu erhalten, auch eine Einrichtung für Autotomie getroffen werden mußte. Obwohl die Fähigkeit zur Autotomie nun erlangt wurde, und die Regenerationskraft natürlich an dieser Stelle sehr stark war, blieb das Regenerationsvermögen doch auch den übrigen Stellen des Beines, wenn auch im beschränkten Maße, erhalten.

Die Krallen waren normalerweise stets in der Dreizahl neugebildet (Fig. 6). Niemals konnte ich das Fehlen einer Kralle konstatieren. Schultz beobachtete aber bei Epeiriden, daß an regenerierten Beinen oft die mittlere Kralle fehlte. Man könnte dies für einen Rückschlag auf die Drassiden und Lycosiden halten, die ja nur zwei Krallen besitzen. Schultz selbst aber weist eine solche Auffassung zurück. Auf diesen Punkt will ich weiter unten genauer eingehen.

Die Zahl der Zähne an den zwei Hauptkrallen schwankt bei den Tegenerien zwischen 9 bis 12 (Fig. 7). An den regenerierten Krallen finden wir oft weniger Zähne, nämlich 7 bis 8 (Fig. 8), mitunter die normale Zahl (Fig. 6) und selten mehr, aber auch dann höchstens 13 Zähne. Bestimmte Regeln, aus denen man irgendwelche Schlüsse ziehen könnte, lassen sich jedoch hierüber nicht aufstellen.

Ich möchte hier noch eine Tatsache erwähnen, die zwar mit der Regeneration in keinem Zusammenhang steht, aber immerhin interessant ist. Wenn man nämlich einer Spinne Teile der ersten beiden Beinpaare amputiert, so kann man oft beobachten, daß die Spinne den Beinstumpf an den Mund führt und an der Wunde saugt. Auch Wagner (75) hat dies schon beobachtet, und erwartete von dieser merkwürdigen Tätigkeit des Tieres nach der Operation die Bildung eines Pfröpfchens von chitinösem Charakter, das die Wunde verschließt, wie aus folgenden Worten hervorgeht: »J'entends par là la formation d'un bouchon de caractère chitineux, qui sert à boucher la plaie.« Diese Annahme ist natürlich falsch. Denn das Aussaugen der Wunde findet nicht immer, sondern höchstens in der Hälfte der Fälle statt. An den Hinterbeinen ist es den Spinnen überhaupt unmöglich, und doch findet auch hier die Bildung eines Chitinpfröpfchens statt. Ich bin der Ansicht, daß es sich in diesen Fällen um sehr sensible Tiere handelte, die durch das Aussaugen der Wunde ihren Schmerz zu lindern suchten.

B. Schnitte durch die Tibia.

Während bei Schnitten durch das Bein distalwärts von der Tibia nie, proximalwärts von der Tibia stets autotomiert wird, finden wir im Bereich der Tibia selbst das Vorkommen beider Möglichkeiten. Oft erfolgt nämlich die Regeneration direkt vom Wundrand aus, in andern Fällen wird das Bein autotomiert, und dann erfolgt die Regeneration von der Autotomiestelle. Nach meinen Versuchen kann ich die Regel aufstellen: Bei Schnitten durch die proximale Hälfte der Tibia wird autotomiert, bei Schnitten durch die distale Hälfte nicht. Vielleicht liegt dies daran, daß der Beinnerv in der proximalen Hälfte der Tibia bereits bedeutende Stärke erreicht, und daher der Reiz, der zum Bauchganglion fortgeleitet wird, um so größer wird, je weiter proximalwärts wir die Operation vornehmen.

In einigen, aber nur sehr seltenen Fällen wurde auch bei Schnitten durch das distale Drittel der Tibia autotomiert. Es handelte sich

dann stets um sehr sensible Tiere, die auch bei dem leisesten Druck eines Beines mit der Pincette sofort autotomierten. Aber auch bei diesen Tieren gelang es mir nie, bei Schnitten distalwärts von der Tibia Autotomie zu erzielen.

Ich will noch hervorheben, daß sich bei diesen Schnittverletzungen sämtliche Beinpaare in bezug auf die Autotomie gleich verhalten. Godelmann konnte dagegen bei *Bacillus Rossii* die interessante Beobachtung machen, daß das letzte Beinpaar schon autotomiert wurde, wenn sämtliche Tarsenglieder entfernt wurden, was bei den andern beiden Beinpaaren nie der Fall war. Das letzte Beinpaar wird also bei *Bacillus Rossii* gleichsam von der Autotomie bevorzugt und kann sich daher bedeutend vollkommener regenerieren. Dies ist für das Tier von größter Wichtigkeit, denn in jeder Ruhestellung wird der Körper am meisten auf dieses Beinpaar gestützt. Bei den Spinnen verhalten sich, wie schon gesagt, sämtliche Beinpaare in dieser Beziehung gleich, obwohl sie das erste und letzte Beinpaar am notwendigsten gebrauchen. Hierauf komme ich weiter unten nochmals zurück.

C. Schnitte durch Genu, Femur und Trochanter.

Bei Schnitten durch diese drei Beinglieder sowie durch ihre Gelenke fand immer eine erhebliche Blutung statt. Sehr oft gingen die Versuchstiere an diesen Verletzungen zugrunde, bevor Autotomie eintrat. Denn Autotomie tritt erst in kürzerer oder längerer Zeit nach der Operation ein, wenn die Blutung schon steht. Die Autotomie hat also hier nicht den Zweck, das Tier vor dem Verbluten zu schützen, denn dann müßte sie sofort nach der Operation erfolgen, was aber nie der Fall war. Autotomie erfolgt hier vielmehr deshalb, weil nach diesen schweren Verletzungen eine Regeneration vom Wundrand aus nicht mehr erfolgen kann, da die Regenerationsfähigkeit vom Wundrand aus ja nur gering ist, während nach vorangegangener Autotomie ein viel vollkommenerer Ersatz geschaffen werden kann.

Der Zeitraum zwischen Operation und Autotomie ist individuell verschieden; er schwankt zwischen 2 bis 3 Minuten und 6 Stunden. Besonders kräftige Tiere autotomierten bereits nach einigen Minuten, andre, die durch die Operation sehr erschöpft waren, erst nach einigen Stunden. Im allgemeinen kann man aber die Regel aufstellen: Je mehr proximalwärts die Operation ausgeführt wird — je schwerer also die Verletzung ist — um so schneller erfolgt auch die Autotomie und umgekehrt.

D. Schnitte durch die Coxa.

Bei Schnitten durch die Coxa trat immer nach wenigen Sekunden der Tod des Tieres durch Verbluten ein. Ebenso ist jede dem Cephalothorax oder Abdomen zugefügte Wunde unbedingt tödlich.

E. Schnitte durch die Palpen.

Es ist den Spinnenforschern seit langer Zeit bekannt, daß auch die Palpen regeneriert werden. Schon Lepeletier (43) hält es für wahrscheinlich, wenn er es auch selbst nicht direkt beobachtet hat. Aber schon Heincken (34) stellte im Jahre 1829 fest, daß auch die Palpen der Spinnen sich regenerieren. In neuerer Zeit machten Wagner und Schultz Regenerationsversuche an den Palpen. Sie widersprechen sich aber in einem Punkt. Während nämlich Schultz (67) behauptet, daß auch die männlichen Palpen regeneriert würden, verneint dies Wagner (75) mit folgenden Worten: »Ce qui concerne l'opinion des arachnologues que ce procédé s'effectue de la même manière dans le cas des palpes perdus, elle doit se rapporter exclusivement aux femelles.« Ich muß mich nach meinen Versuchen auf die Seite von Wagner stellen, denn ich konnte niemals eine Regeneration der männlichen Palpen beobachten.

Die Palpen sind an den Unterkiefern eingelenkt, sind beinähnlich und werden wie die Beine vom Bauchmark innerviert. Sie bestehen aus fünf Gliedern, von denen das letzte bei den Weibchen eine kleine Kralle trägt, die den Männchen fehlt. Die jungen Männchen sind von den Weibchen nur durch das Fehlen dieser kleinen Kralle zu unterscheiden, denn erst nach der letzten Häutung haben die Männchen ihr letztes Palpenglied zum Copulationsorgan umgebildet.

Meine Regenerationsversuche an den Palpen der Weibchen waren immer von gutem Erfolg. Stets waren die Palpen bei der nächsten Häutung regeneriert, sei es, daß ich nur eine, sei es, daß ich beide Palpen entfernt hatte. Wie die regenerierten Beine, so erreichten auch die regenerierten Palpen nach einigen Häutungen die Größe der normalen Palpe wieder. An Fig. 9 sehen wir rechts zwei, links drei regenerierte Palpenglieder. Sie sind allerdings bedeutend kürzer, was dadurch zu erklären ist, daß es sich bei diesem Versuch um ein älteres Tier handelte, und gleichzeitig auch die beiden Vorderbeine regeneriert werden mußten. Eine prächtige Regeneration der letzten drei Palpenglieder sehen wir an Fig. 10. Ich will noch hervorheben, daß an allen regenerierten Palpen die den Weibchen typi-

sche Kralle zu finden war. Geschlechtsreife, nicht mehr regenerationsfähige Weibchen gingen nicht zugrunde, wenn ich ihnen beide Palpen amputierte, dagegen starben Männchen, die ihr Copulationsorgan schon gebildet hatten, auch dann, wenn nur eine Palpe entfernt wurde. Es trat dann immer eine stärkere Blutung ein, an der die Spinne zugrunde ging. Auch junge Männchen überstanden schon selten den Verlust einer Palpe.

Niemals habe ich die Regeneration einer Palpe bei männlichen Spinnen beobachten können, auch wenn ich an ganz jungen Exemplaren operiert hatte. Besonders interessant aber sind diese Versuche, wenn man die Operation kurz nach der vorletzten Häutung ausführt. Bei der letzten Häutung hat sich dann an der unverletzten Palpe das Copulationsorgan gebildet, an der verletzten Palpe zeigt sich aber keine Spur von Regeneration, sondern die Wunde ist einfach durch einen Chitinpfropfen geschlossen (Fig. 11).

Einem sehr großen und kräftigen Männchen schnitt ich kurz vor der letzten Häutung die rechte Palpe ab. Die letzte Häutung fand 12 Tage nach der Operation statt. An der unverletzten linken Palpe hatte sich das Copulationsorgan gebildet, an der rechten nicht. Nach 29 Tagen fand merkwürdigerweise noch eine Häutung statt, gleichsam als sollte noch ein Versuch gemacht werden, die fehlende rechte Palpe zu ersetzen. Aber auch jetzt hatte sich das Copulationsorgan nicht gebildet. Es ist dies der einzige Fall, daß ich bei einem geschlechtsreifen Tier noch eine Häutung beobachtet habe.

Daß die männlichen Palpen überhaupt nicht regeneriert werden, kann man am besten dadurch beweisen, daß man mit der Palpe auch ein Bein entfernt. Nach der nächsten Häutung ist dann das Bein regeneriert, die Palpe nicht.

Ich muß also nach meinen Resultaten die Behauptung aufstellen, daß die Palpen der Männchen nicht regeneriert werden.

F. Regeneration nach Autotomie.

Obwohl der Verlust nach erfolgter Autotomie viel größer ist, als nach künstlich gesetzten Defekten, so ist doch die Regeneration dann viel vollkommener. Da dies für alle autotomierenden Arthropoden zutrifft, so kann Weismann (79) mit Recht sagen: »War aber einmal die Einrichtung für Autotomie getroffen, dann mußte sich auch das Regenerationsvermögen lokalisieren, d. h. der dazu nötige Apparat mußte auf die Stelle verlegt werden, an welcher allein das Abbrechen des Gliedes auf bestimmte Reize hin erfolgen konnte.«

Bei den nach Autotomie regenerierten Beinen waren stets alle Gelenke sowie die drei Krallen am Tarsus gut ausgebildet. Niemals fand eine Verwachsung zweier Glieder im Gelenk statt. Die Größenverhältnisse dieser Beine waren bedeutend günstiger. Erhielten wir nach Regeneration vom Wundrand aus Glieder, die nur $^1/_3$ der normalen Länge hatten, so hatten die nach Autotomie erzielten Beine auch in den ungünstigsten Fällen mindestens die Hälfte der normalen Länge.

Einer alten weiblichen Tegenerie, die bereits acht Häutungen durchgemacht hatte, schnitt ich das dritte rechte Bein in der proximalen Hälfte der Tibia ab. Das Bein wurde nach zwei Stunden autotomiert. Bei der nächsten, also neunten und letzten Häutung, die 35 Tage nach der Operation stattfand, war das Bein regeneriert. Es maß 1,4 cm; das entsprechende normale 2,6 cm (Fig. 12). Dies ist der ungünstigste Fall, den ich nach Autotomie beobachtet habe.

Bei jüngeren Tieren erzielte ich Beine von $^3/_5$ (Fig. 13), ja $^2/_3$ der normalen Länge. Nach zwei weiteren Häutungen sind die regenerierten Beine in keiner Weise mehr von den übrigen zu unterscheiden. Es ist dabei ganz gleichgültig, ob nur ein oder mehrere Beine regeneriert werden. In mehreren Fällen gelang es mir vier (Fig. 1), in einem Falle sogar sechs neue Beine (Fig. 14) nach einer einzigen Häutung zu erzielen. Und doch hatte jedes der regenerierten Beine etwa $^2/_3$ der normalen Länge und war auch vollkommen normal gegliedert. Allerdings kann man so gute Erfolge nur bei jungen Spinnen erzielen.

Die Autotomie mehrerer Beine hat großen Einfluß auf die Häutungen. Die Häutung wird stets so lange verzögert, bis sich die neuen Beine gebildet haben. Die Verzögerung beträgt 10 bis 20 Tage und zwar bei älteren Spinnen mehr wie bei jüngeren. Um dies zu beweisen, ließ ich zwei weibliche Tegenerien, die sich gerade gehäutet hatten, je vier Beine autotomieren. Beide hatten nach der nächsten Häutung alle vier Beine regeneriert. Die jüngere Tegenerie, die erst vier Häutungen durchgemacht hatte, hätte sich etwa nach 18 Tagen zum fünftenmal häuten müssen. Bei ihr wurde jedoch die Häutung um 9 Tage verzögert und fand erst nach 27 Tagen statt; während die nächste Häutung normalerweise schon nach 22 Tagen erfolgte. Bei der älteren Tegenerie, die schon vor der siebenten Häutung stand, wurde diese um 15 Tage verzögert.

Noch ältere Spinnen vermögen überhaupt nicht mehr vier Beine auf einmal zu regenerieren. Bei ihnen hatte sich bei der nächsten

Häutung stets nur ein Bein ersetzt und zwar dann immer jenes, was die Spinne am meisten vermissen mußte. Das erste und letzte Beinpaar wurden dann stets von der Regeneration bevorzugt, denn das erste Beinpaar dient zum Ergreifen der Beutetiere, das letzte zum Spinnen des Fanggewebes. War gleichzeitig ein Vorder- und ein Hinterbein autotomiert worden, so war bei der nächsten Häutung zunächst das Vorderbein regeneriert. Wie schon gesagt, kann man diese Versuche nur bei älteren Tieren anstellen, denn jüngere ersetzen bis zur nächsten Häutung alle fehlenden Beine auf einmal. Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Regenerationskraft mit dem Alter der Tiere abnimmt.

Ich möchte an dieser Stelle noch einen interessanten Versuch erwähnen. Wie ich schon weiter oben gesagt habe, erzielte ich durch schlechte Fütterung bei einer Tegenerie eine Mißbildung (Fig. 3*b*), denn das Regenerat zeigte keine Gliederung und trug an der Spitze nur eine einzige, stark verkümmerte Kralle. Ich veranlaßte nun Autotomie des betreffenden Beines. Bei der nächsten Häutung war das Bein vollständig regeneriert. Die Gelenke waren alle gut ausgebildet, und der Tarsus zeigte wieder die typischen drei Krallen.

Einen ähnlichen Erfolg erzielte Bordage (9) bei den Phasmiden. Bordage erhielt nach einem Schnitt durch den distalen Teil der Tibia einen dreigliedrigen Tarsus. Er ließ darauf das Bein autotomieren und erhielt bei der zweiten Regeneration vier wohlentwickelte Tarsenglieder.

Im übrigen kann man dasselbe Bein mehrmals hintereinander autotomieren lassen, ohne daß die Regenerationskraft schwächer wird oder gar erlischt. Mir gelang es, dasselbe Bein viermal hintereinander regenerieren zu lassen, und jedesmal war es wieder vollständig normal gebildet.

Meine Regenerationsversuche waren bei allen von mir untersuchten Spinnen erfolgreich. Nur unsrer *Argyroneta aquatica* geht jedes Regenerationsvermögen ab.

III. Autotomie bei Spinnen.

1. Allgemeines.

Die freiwillige Verstümmelung oder die Autotomie ist in der Tierreihe weit verbreitet. Man kann sie von den Protozoen an bis herauf zu den Wirbeltieren beobachten. Infusorien werfen ihre Geißeln,

Tubularien und Actinien ihre Tentakeln ab. Bei Würmern werden z. B. die Elytren und Cirren der Polynoiden, die Terminalregion der Enteropneusten, das Lophophor der Phoronis autotomiert. Unter den Stachelhäutern findet man die Autotomie bei den Echinoideen, Asteroideen und Holothurien, unter den Mollusken bei den Äolididen, bei denen die Rückenpapillen abgeworfen werden, und bei den Tintenfischen, bei denen sich der Hectocotylus ablöst. Unter den Arthropoden ist die Autotomie bei vielen Krustern, Arachniden und einer Anzahl Insekten bekannt. Endlich weiß man meist auch aus eigner Erfahrung, daß Blindschleichen und Eidechsen bei eintretender Gefahr ihren Schwanz abwerfen und hierdurch ihren Verfolgern entgehen.

Am besten bekannt und untersucht war bisher die Erscheinung der Autotomie bei den Krustern.

Frédéricq (26) machte Versuche an den Krabben und stellte fest, daß sie leicht ihre Beine abwerfen und regenerieren. Autotomie fand statt, wenn der sensible Nerv des Beines mechanisch, chemisch, elektrisch und durch Hitze gereizt wurde. Schnitt Frédéricq ein Bein der Krabbe durch, so wurde es autotomiert. Das letzte Glied war unempfindlich, da der Nerv nicht bis dahin zu reichen schien. Bei Schnitten durch das letzte Glied fand keine Autotomie statt.

Nach Frédéricq untersuchte Wirén[1]) die Autotomie bei *Carcinus maenas*. Die Trennungsfläche liegt hier in der Mitte des zweiten Gliedes. An dieser Stelle besteht der Panzer aus organischer Substanz. Im Innern des Panzers befindet sich an der Autotomiestelle eine Verschlußmembran, so daß beim Abwerfen des Beines kein Tropfen Blut austreten kann. Wirén entdeckte auch den sog. Brechmuskel, dem er die Hauptleistung bei der Autotomie zuschrieb. Das vollkommene Abwerfen der Beine ist nur möglich, wenn das Tier dieselben gegen einen festen Gegenstand stützen kann; andernfalls trennen sich nur die inneren Weichteile voneinander.

Bordage (8) beobachtete Selbstverstümmelung bei den Phasmiden und stellte fest, daß hier die Autotomie an der Verwachsungsstelle des Trochanter mit dem Femur erfolgte, die an ihrer Vereinigung eine brüchige Sutur bilden. Bordage hält diese Sutur für »un locus minoris resistentiae, admirablement disposé pour assurer le processus autotomique«.

Child und Young beobachteten Autotomie bei den Nymphen der Agrioniden. Auch hier erfolgt die Autotomie am Trochanter-

---

[1]) Klein, Regeneration im Tierreich (38). S. 223.

Femoralgelenk und wird hauptsächlich durch starke Kontraktion eines Brechmuskels hervorgerufen, der quer durch den Trochanter verläuft. Durch ein fibröses Septum wird an dieser Stelle eine starke Blutung verhindert.

Selbstverstümmelung bei Spinnen hatte schon Lepeletier (43) im Jahre 1812 beobachtet. Aber bis jetzt ist noch nicht untersucht worden, wie die Autotomie bei den Spinnen eigentlich zustande kommt, zumal da über den anatomischen Bau der Spinnenbeine vielfach Unklarheiten herrschten.

Ich hielt es daher für unbedingt nötig, zunächst die Anatomie der Spinnenbeine genau zu studieren, da es ohne Kenntnis der anatomischen Grundlagen unmöglich ist, eine Erklärung für das Zustandekommen der Autotomie zu geben.

2. Die anatomischen Grundlagen.

Die Beine der Spinnen bestehen aus sieben Gliedern. Die Coxa ist kurz, aber kräftig; sie artikuliert mit dem Cephalothorax mittels eines falschen Gelenks. Deshalb ist die Bewegungsfähigkeit zwischen Cephalothorax und Coxa nur gering. Die vier Muskeln, welche die Coxa bewegen, sind im Cephalothorax gelegen. Zwei von ihnen entspringen von dem gewölbten Rückenschild, die beiden andern von dem sog. inneren Skelet. Das innere Skelet ist eine im Centrum des Cephalothorax dicht unterhalb des Saugmagens gelegene schildförmige Platte von knorpliger Konsistenz, die dem Cephalothorax etwas mehr Festigkeit verleihen soll. Von der Unterseite dieses inneren Skelets entspringt ein kegelförmiger Muskel. Seine breite Basis nimmt die ganze Unterseite der Skeletplatte bis zu deren Medianlinie ein. Er läuft dann schräg nach unten spitz zu und setzt sich mittels kurzer Sehne an die untere Seite der Coxa an. Er senkt das Bein (Fig. 15 *S*). Lateralwärts von dem Senker entspringt ebenfalls von der Unterseite der schildförmigen Platte ein zweiter Muskel. Er ist auch kegelförmig gestaltet, ist aber dünner wie der Senker. Er setzt sich an die obere Seite der Coxa an und hebt das Bein (Fig. 15 *H*). Direkt von dem gewölbten Rücken des Cephalothorax entspringt ein langer, schmaler Muskel, der sich an die hintere Seite der Coxa ansetzt. Er bewegt das Bein nach hinten (Fig. 15 *R*). Der vierte und stärkste Muskel entspringt ebenfalls von dem gewölbten Rücken und reicht fast bis zu dessen Mittellinie. Er läuft nach unten scharf spitz zu und setzt sich an die Vorderseite der Coxa an. Er bewegt das Bein nach vorn (Fig. 15 *V*).

Die Coxa enthält ebenfalls vier Muskeln, von denen drei den Trochanter bewegen, während der vierte durch den Trochanter hindurch geht und sich an den Femur heftet. Die Coxa ist mit dem Trochanter durch zwei sehr dehnbare dünne Gelenkhäutchen verbunden, so daß eine sehr ausgiebige Bewegung zwischen diesen Gliedern möglich ist. Der Trochanter wird durch einen Beuger und zwei Strecker bewegt. Der große Strecker entspringt fast von der ganzen unteren Fläche der Coxa, läuft spitz zu und setzt sich an die untere Seite des Trochanter an (Fig. 15 *Str*). Der kleine Strecker ist bedeutend schwächer. Er entspringt von der dem Cephalothorax zugewendeten Wand der Coxa, verläuft schräg nach unten und setzt sich dicht neben dem großen Strecker an die untere Seite des Trochanter an (Fig. 15 *str*). Der Beuger, ein sehr kräftiger Muskel, entspringt direkt über dem großen Strecker, verläuft schräg nach oben und setzt sich an die obere Seite des Trochanter an (Fig. 15 *Btr*). Ich will gleich hervorheben, daß diese drei Muskeln eine wichtige Rolle bei der Autotomie spielen.

Der Trochanter ist das kürzeste Beinglied. Zwischen Trochanter und Femur bildet die Gelenkung einen rechten Winkel, da der Femur in der Ruhestellung eine beinahe vertikale Richtung hat. Um dies zu ermöglichen, müssen die Gelenkhäutchen sehr elastisch sein. Im Trochanter selbst entspringt nur ein Muskel. Er ist kurz, aber sehr kräftig und nimmt fast die ganze untere Fläche des Trochanter ein. Er verläuft direkt nach aufwärts und inseriert sich an einem Vorsprung des Femur, der an der oberen Seite etwas in den Trochanter vorspringt. Er beugt den Femur und hält ihn in seiner vertikalen Lage (Fig. 15 *Bfe*). Der Strecker des Femur entspringt dagegen an der unteren Fläche der Coxa, geht durch Coxa und Trochanter hindurch und setzt sich auch an den Vorsprung des Femur und zwar direkt an dessen Spitze an. Er tritt also durch die Autotomiestelle hindurch. Es ist ein langer, aber sehr dünner Muskel. Infolge seiner Länge bewirkt er aber eine ausgiebige Streckung (Fig. 15 *Sfe*).

Am Trochanter fällt uns aber noch zweierlei in die Augen, was für die Autotomie von größter Bedeutung ist. Dicht neben dem Coxalgelenk läuft ein dunkler Ring (Fig. 15 *P*) um den Trochanter, der besonders deutlich wird, wenn man das Bein in Nelkenöl aufhellt. Da an dieser Stelle die Autotomie erfolgt, so war anzunehmen, daß der dunkle Ring der Chitineinlagerung entbehrt. Um dies zu beweisen, wendete ich die Methode von Krawkow an. Wenn man nämlich ein Bein in KHO gekocht hat, gibt die Reaktion mit Jod

eine Gelbfärbung des Chitins, der dunkle Ring aber bleibt erhalten, ein Beweis, daß er tatsächlich der chitinigen Einlagerung entbehrt. Direkt neben und distalwärts von diesem Ringe springt von der Unterfläche des Trochanter ein Chitinfortsatz weit in den Trochanter nach oben vor. Er setzt breit auf, verjüngt sich aber, je mehr er in den Trochanter vordringt, so daß er nur auf medianen Längsschnitten in ganzer Größe zu sehen ist (Fig. 15 *Chv*). Da dieser Fortsatz bis über die Mitte des Trochanter vorspringt und direkt lateralwärts von der Autotomiestelle sich befindet, so war vorauszusehen, daß er bei der Autotomie irgend eine Aufgabe haben mußte. Neben diesem Vorsprung entspringt dann der schon beschriebene Beuger des Femur (Fig. 15 *Bfe*).

Der Femur ist das größte und kräftigste Beinglied. Er beherbergt die Muskeln, die das Genu bewegen. Das Genu springt an der Innenseite des Gelenks mit einem birnenartig gestalteten Fortsatz vor, an den sich die Muskeln des Femur setzen. Der Strecker des Genu entspringt an der Unterfläche des Femur und setzt sich an den Kopf des birnenartigen Fortsatzes (Fig. 16 *Sg*). Der Beuger entspringt an der Dorsalfläche des Femur in deren ganzen Länge und inseriert an der Seite des Chitinvorsprungs (Fig. 16 *Bg*). Bei einigen Spinnen kann man sehen, daß dieser Muskel mit zwei Köpfen entspringt, bei andern werden diese Portionen so stark, daß sie zusammenfließen. Letzteres ist die Regel.

Das Genu ist ein sehr kurzes Glied und liegt mit der Tibia in der Ruhestellung ziemlich horizontal. Seine Dorsalseite nimmt der kurze und kräftige Beuger der Tibia ein, der sich an die Unterseite der Tibia anheftet (Fig. 16 *Bt*). Der Strecker entspringt noch im distalen Teil des Femur und setzt sich auch an die Unterseite der Tibia unterhalb des vorigen Muskels an (Fig. 16 *St*). Er ist länger und dünner wie der Beuger.

Die Tibia ist fast so lang wie der Femur. In ihr entspringen sowohl der Beuger und Strecker des Metatarsus, als auch der Beuger der Krallen. Der Beuger des Metatarsus, ein langer und kräftiger Muskel, entspringt mit breiter Basis direkt am Genu-Tibialgelenk, läuft durch die ganze Tibia hindurch und setzt sich an die Unterseite des Metatarsus an (Fig. 16 *Bmt*). Der Strecker ist viel kürzer. Er entspringt erst im distalen Teil der Tibia von deren Dorsalwand, läuft schräg nach unten und setzt sich dicht neben dem Beuger an (Fig. 16 *Smt*).

Der Metatarsus ist das längste Beinglied. Er ist noch etwas

länger wie der Femur, ist aber bedeutend dünner. Er beherbergt die Muskeln für die Krallen. Der Strecker der Krallen ist ein dünner, schwacher Muskel, der im proximalen Teil des Metatarsus entspringt (Fig. 16 *Skr*). Der Beuger ist bedeutend stärker, entspringt aber, wie schon erwähnt, noch im distalen Teil der Tibia von deren Dorsalwand (Fig. 16 *Bkr*). Beide Muskeln werden bei den Tegenerien noch innerhalb des Metatarsus sehnig.

Der Tarsus besitzt keine eignen Muskeln und enthält nur die Sehnen der Krallenmuskeln. Seine Bewegung ist passiv. An der Spitze des Tarsus ist eine Chitinplatte eingebettet, an der die drei Krallen befestigt sind. An diese Platte setzen sich die Sehnen des Beugers und Streckers an. Die Sehne des Streckers spaltet sich innerhalb des Tarsus, so daß sich also der Strecker mit zwei Sehnen ansetzt (Fig. 16 *Ss*). Ich will noch hervorheben, daß bei Epeiriden die Muskeln bedeutend länger sind, bis in den Tarsus hineinreichen und nur kurze Sehnen besitzen. Auch bei Epeiriden setzt sich der Strecker mit zwei Sehnen an.

Das Unterschlundganglion ist bekanntlich bei den Spinnen mit den Bauchganglien zum sog. Bauchmark verschmolzen (Fig. 15 *Bm*). An jeder Stelle, wo ein Bein eingelenkt ist, tritt aus dem Bauchmark ein kräftiger Nerv in das Bein (Fig. 15 *N*). Der Nerv verläuft zunächst nahe der Oberseite der Coxa und des Trochanter, tritt aber im Femur direkt in die Mitte des Beines und löst sich im Metatarsus in seine Endäste auf. Während seines ganzen Verlaufs durch das Bein gibt er zahlreiche Äste ab. Mit dem Nerv zusammen tritt eine stärkere Arterie, die aus der vorderen Aorta entspringt, in das Bein. Die Arterie teilt sich gewöhnlich schon innerhalb der Coxa. Ihre zwei Äste verlaufen immer dicht neben dem Nerv her und lassen sich ebenfalls bis in den Metatarsus hinein verfolgen. In sog. Lacunen strömt dann das Blut wieder zum Körper zurück.

3. Die Mechanik der Amputation.

Autotomie ist bei allen Arthropoden nur denkbar, wenn sich im Panzer eine präformierte Stelle befindet, an der die Autotomie erfolgen kann. Das Vorhandensein dieser präformierten Stelle ist also die »conditio sine qua non«.

Wenn wir uns nun überlegen, wie Autotomie überhaupt zustande kommen kann, so gibt es zwei Möglichkeiten. Entweder erfolgt die Autotomie durch Muskelkontraktion und ist dann das Werk eines Augenblicks, oder es findet an der betreffenden Stelle eine langsame

Loslösung infolge von Degenerationsvorgängen statt. Das Abwerfen des Beines durch langsame Loslösung wird also erst einige Stunden nach Eintritt des Reizes erfolgen können. Godelmann beobachtete bei *Bacillus Rossii* sowohl Autotomie durch Muskelkontraktion als auch durch langsame Ablösung. Die letzte Art trat dann ein, wenn der betreffende Reiz nicht stark genug war, um ein sofortiges Abwerfen des Beines zu bewirken, besonders wenn nach schweren Schnittverletzungen des Beines die Regeneration von der Schnittfläche aus nicht mehr erfolgen konnte. Langsame Ablösung erfolgte auch dann, wenn ein junges Tier nach Verlassen des Eies eins seiner langen Beine nicht von der Eihülle befreien konnte. Bei den Spinnen kommt Autotomie durch langsame Ablösung nie vor, sondern stets nur Autotomie durch Muskelkontraktion.

Die Autotomie durch Muskelkontraktion kann wieder auf verschiedene Art und Weise vor sich gehen, entweder durch »Abreißen« oder durch »Abkneifen«. Die Autotomie durch »Abreißen« geht so vor sich, daß die proximalwärts von der präformierten Stelle gelegenen Muskeln sich gleichzeitig kontrahieren, und dann mit dem ganzen Körper ein plötzlicher, heftiger Ruck nach rückwärts ausgeführt wird. Ist nun der distale Teil des Beines fixiert, so wird bei dem starken Zug nach rückwärts das Bein in einer zur Ebene der Sutur senkrechten Richtung auseinandergerissen. Autotomie durch »Abreißen« ist nur denkbar, wenn das betreffende Bein fixiert ist, da es sonst dem Zuge keinen Widerstand entgegensetzen kann.

Autotomie durch »Abkneifen« wird dann erfolgen, wenn ein besonderer Brechmuskel gebildet ist, der in der Nähe der Sutur quer durch das Bein verläuft. Bei seiner Kontraktion wird er die Wände des betreffenden Gliedes einander nähern, und die Ablösung erfolgt der Nahtlinie parallel. Es ist klar, daß in diesem Falle das Bein nicht fixiert zu sein braucht. Eine Autotomie durch reines »Abkneifen«, ohne daß Fixation nötig war, beobachtete bisher nur Bordage bei den Phasmiden, während Child und Young es für zweifelhaft halten, ob die Autotomie bei den Nymphen der Agrioniden auch bei nicht fixiertem Bein erfolgt.

In allen andern Fällen hat es sich dagegen herausgestellt, daß sich bei der Autotomie die zwei eben erwähnten Modalitäten unterstützen, und daß Autotomie nur bei beiderseitiger Fixation möglich ist, d. h. wenn außer dem zu autotomierenden Bein mindestens noch ein Bein des Tieres einen festen Gegenstand berührt. In den meisten Fällen ist zwar kein eigentlicher Brechmuskel gebildet, aber die

Muskulatur ist unterhalb der Autotomiestelle so angeordnet, daß bei gleichzeitiger Kontraktion der Muskeln ein Zug nach innen auf die Chitinwände ausgeübt wird, wodurch eine Spannung entsteht, die das Abbrechen erleichtert.

Auch bei den Spinnen unterstützen sich beide Methoden gegenseitig. Obwohl auch hier kein eigentlicher Brechmuskel vorhanden ist, spielt doch die Methode des »Abkneifens« bei der Autotomie eine große Rolle.

Auf den ersten Blick scheint das Spinnenbein für die Autotomie recht ungeeignet gebaut zu sein. Tritt doch durch die Autotomiestelle ein Muskel hindurch (Fig. 15 *Sfe*), was bei allen andern autotomierenden Arthropoden nie der Fall ist. Godelmann wies sogar nach, daß bei *Bacillus Rossii* die Insertionsstellen der Schenkelmuskeln distalwärts verschoben waren, während bei den nicht autotomierenden Mantiden, der den Phasmiden am nächsten stehenden Gruppe, die Muskeln des Femur im Trochanter ihren Ursprung nehmen.

Betrachten wir jedoch die Verhältnisse an der Autotomiestelle genauer, so finden wir zweckmäßige Einrichtungen, welche die Autotomie begünstigen, ja für dieselbe geschaffen sein müssen. Zunächst finden wir am Trochanter die präformierte Stelle im Chitinpanzer (Fig. 15 *P*), ohne die eine Autotomie überhaupt undenkbar ist. An dieser Stelle also kann bei fixiertem Bein ein Auseinanderreißen des Panzers erfolgen, wenn sich der Beuger und die zwei Strecker des Trochanter gleichzeitig kontrahieren, und dann ein starker Ruck nach rückwärts erfolgt. Ich mußte also nur noch untersuchen, wie sich der Strecker des Femur, der ja durch die Autotomiestelle hindurchtritt, beim Abwerfen des Beines verhalten würde. Es gab nun zwei Möglichkeiten: entweder mußte der Muskel an seiner Ansatzstelle am Femur abgerissen werden, oder er mußte an der Stelle, wo die Autotomie erfolgt, durchrissen oder durchschnitten werden. In der Tat wird der Strecker des Femur, sowie der Nerv und die zwei Blutgefäße im Augenblick der Autotomie durchschnitten. Das Durchschneiden wird von dem schon erwähnten, an der Unterseite des Trochanter befindlichen Chitinvorsprung (Fig. 15 *Chr*) mit Hilfe des Femoralbeugers (Fig. 15 *Bfe*) besorgt. Dieser kurze, aber sehr kräftige Muskel fällt sofort dadurch in die Augen, daß er direkt quer durch das Bein verläuft und ganz den Eindruck eines Brechmuskels macht. Es ist aber kein eigentlicher Brechmuskel, denn dann dürfte er sich nicht an den Femur setzen, sondern müßte nach der gegenüberliegenden Wand des Trochanter verlaufen und dürfte

nur bei der Autotomie in Tätigkeit treten. Trotzdem aber spielt dieser Muskel bei der Autotomie die Hauptrolle. Denn wenn nun im Augenblick der Autotomie sämtliche Muskeln sich kontrahieren, wird er den Femur nicht beugen können, da dieser durch den Strecker fixiert wird. Bei seiner Kontraktion muß er also die untere Wand des Trochanter der oberen nähern. Dadurch wird der Chitinfortsatz mit großer Kraft nach aufwärts gestoßen, trifft auf den gespannten Strecker des Femur und durchschneidet ihn. Die Schnittränder des Muskels sind so glatt, als ob das Durchschneiden mit einem haarscharfen Messer erfolgt wäre. Nach Durchtrennung des Muskels stößt der Vorsprung an die obere Wand des Trochanter und zersplittert. Durch dieses starke Zusammenbiegen der Chitinwände wird natürlich infolge der Spannung auch das Durchreißen des Chitinpanzers an der präformierten Stelle begünstigt.

Wir sehen also, daß bei der Autotomie der Spinnenbeine sowohl die Methode des »Abreißens« wie des »Abkneifens« Verwendung findet. Beide Methoden werden gleichzeitig in gegenseitiger Unterstützung angewendet. Durch die Methode des »Abkneifens« werden die Weichteile zerschnitten, durch die Methode des »Abreißens« wird die Chitinhülle an der präformierten Stelle zerrissen. Kneifen wir den Femur einer Spinne mit der Pincette, so gibt sich die Spinne mit dem ganzen Körper einen Ruck nach rückwärts, und die Autotomie erfolgt momentan. Beiderseitige Fixation ist aber bei den Spinnen für die Autotomie stets erforderlich.

Es gelang mir, bei allen einheimischen Spinnen, die ich daraufhin untersuchte, Autotomie zu erzielen. Nur die *Argyroneta aquatica* autotomiert nicht, was ja begreiflich ist, da ihr auch jedes Regenerationsvermögen abgeht. Selbst bei den stärksten Quetschungen des Femur mit der Pincette gelang es mir nie, bei den Wasserspinnen Autotomie zu veranlassen. Die gequetschten Beine wurden senkrecht in die Höhe gehalten, traten aber bereits am nächsten Tage wieder in Tätigkeit.

Um sofortiges Abwerfen eines Beines zu veranlassen, wendete ich mechanische und chemische Reize, sowie Hitzeeinwirkung an. Sei es, daß ich ein Bein mit der Pincette kniff, sei es, daß ich ein Bein mit konzentrierten Säuren betropfte oder mit einer glühenden Nadel berührte, stets fand in diesen Fällen sofortige Autotomie statt. Am besten aber reagieren die Spinnen auf mechanische Reize, besonders auf Quetschungen des Femur. Läßt man den Reiz hintereinander auch auf die übrigen Beine einwirken, so werden sie alle

autotomiert bis auf das letzte. Das achte Bein wird auch bei den stärksten Quetschungen des Femur nicht autotomiert, da die dazu nötige Fixation fehlt.

Es ist übrigens bei diesen Versuchen sehr schwer, gegenseitige Fixation zu verhindern. Faßt man eine Spinne vorsichtig an dem Tarsus eines Hinterbeines, hält sie frei in der Luft und übt nun einen starken Druck auf den Femur des Beines aus, dann wird sofort das gequetschte Bein so stark gekrümmt, daß die freien Beine mit der Pincette oder den Fingern des Experimentators in Berührung kommen. Hierauf erfolgt natürlich sofortige Autotomie des gequetschten Beines, auch wenn die Berührung des oder der freien Beine nur einen Moment gedauert hat. Am besten gelingen noch diese Versuche, wenn man die Spinne in eine Schüssel mit Wasser wirft. Quetscht man jetzt den Femur eines Hinterbeines mit der Pincette, so bedarf es mehrerer Sekunden, ehe es der Spinne gelingt, mit einem der andern Beine die Pincette zu berühren. Erst in diesem Moment findet die Autotomie statt. Aus diesen Versuchen ersehen wir, daß auch bei den Spinnen Autotomie nur bei beiderseitiger Fixation stattfinden kann, wie es ja auch nach der oben beschriebenen Art und Weise des Abwerfens nicht anders möglich ist.

Aus dem eben Gesagten geht hervor, daß die öfter, auch von Godelmann wieder erwähnte Behauptung falsch sein muß, nämlich, daß Spinnen ihre Beine autotomieren, wenn man sie in heißes Wasser wirft. Dies konnte ja nur der Fall sein, wenn die Spinnen durch reines »Abkneifen« autotomierten. Meine hierüber angestellten Versuche hatten denn auch vollständig negative Resultate. Ich warf Spinnen in Wasser von allen möglichen Temperaturen und konnte niemals ein Abwerfen der Beine erzielen. Dieselben negativen Resultate erhielt ich, wenn ich die Spinnen in konzentrierte und verdünnte Säuren warf.

Die Tatsache, daß bei Schnitten durch die proximale Hälfte des Beines erst nach kürzerer oder längerer Zeit Autotomie erfolgte, legte die Vermutung nahe, daß in diesen Fällen eine langsame Ablösung infolge von Degeneration der Gewebe vor sich gehe, wie es ja Godelmann bei *Bacillus Rossii* nachwies. Dagegen aber sprechen folgende Tatsachen: Zunächst ist der Zeitraum zwischen Operation und Autotomie individuell verschieden. Bei einigen Tieren findet die Autotomie bereits 2 bis 3 Minuten nach der Operation statt. In dieser kurzen Zeit kann also unmöglich eine Degeneration der Gewebe an der Autotomiestelle stattgefunden haben. Zweitens aber zeigt der Strecker des Femur dieselben glatten Schnittflächen, und

drittens ist auch der Chitinvorsprung innerhalb des Trochanter zersplittert, was ja nur geschehen kann, wenn die Autotomie infolge Muskelkontraktion erfolgt. Wir sehen also, daß auch nach Schnittverletzungen die Autotomie auf die oben beschriebene Art vor sich gehen muß. Es ist klar, daß dann aber das verletzte Glied auf irgend eine Weise fixiert werden muß, was ja eigentlich unmöglich scheint. Ich beobachtete nun die Spinnen nach der Operation unausgesetzt, und konnte die überraschende Tatsache konstatieren, daß die Spinnen nach einiger Zeit das verletzte Bein mit der Wundfläche fest gegen die Wand ihres Glases bzw. Kastens drückten. Nach einiger Zeit erfolgte dann die Autotomie wie gewöhnlich, indem sich die Spinne mit dem ganzen Körper einen Ruck nach rückwärts gab. Der autotomierte Stumpf aber blieb senkrecht an der Wand haften. In diesen Fällen wird also die Fixation des Beines durch die Klebkraft des Blutes ermöglicht.

Wie schon erwähnt, brauchen die Spinnen bei der Häutung niemals Autotomie anzuwenden. Ebenso geht das Abstreifen der Eihülle stets glatt von statten. Fesselt man nun eine Spinne künstlich an einem oder mehreren Beinen, indem man ihnen mit Leim oder mit Teer bestrichene Streichhölzchen hinhält, so macht die Spinne zwar verzweifelte Anstrengungen sich zu befreien, aber niemals tritt Autotomie ein. Es ist dies gleich ein Beweis dafür, daß die Autotomie nicht allein durch »Abreißen« vor sich geht, denn dann müßte auch hier Autotomie erfolgen, da ja beiderseitige Fixation vorhanden ist, und ein starker Zug auf das Bein ausgeübt wird. Es findet aber auch nicht Autotomie durch langsame Loslösung statt, sondern die Spinne geht nach einiger Zeit zugrunde.

An der Autotomiestelle ist die Blutung auch bei den Spinnen sehr gering, wie es ja bei allen autotomierenden Arthropoden der Fall ist. Es ist nachgewiesen worden, daß hier an der präformierten Stelle stets Einrichtungen getroffen waren, um die Blutung auf das geringste Maß herabzusetzen. So entdeckte Wirén bei *Carcinus maenas* an der Autotomiestelle eine Verschlußmembran, die beim Abwerfen des Beines keinen Tropfen Blut austreten ließ. Ein ähnliches Gebilde, ein sog. Diaphragma entdeckte Godelmann bei *Bacillus Rossii*. Im normalen Zustand läßt das lockere Gefüge des Diaphragma das Blut frei passieren. Nach eingetretener Autotomie legen sich die Zellen dicht aneinander und versperren der Körperflüssigkeit den Weg. Child und Young entdeckten bei den Nymphen der Agrioniden an der Autotomiestelle ein fibröses Septum, welches eine starke

Blutung verhindert, während sie nach Verletzungen an andern Stellen des Beines stets eine beträchtliche Blutung beobachten konnten. Bei den Spinnen findet sich nun keine Verschlußmembran, aber die Blutung wird auf andre Weise fast ganz verhindert. Sofort nach erfolgter Autotomie zieht sich nämlich der durchschnittene Strecker des Femur, sowie Nerv und Blutgefäß etwas nach innen zurück, während gleichzeitig der Beuger und die zwei Strecker des Trochanter das elastische Gelenkhäutchen mitsamt dem nicht autotomierten Teil des Trochanter nach innen und nach der Mitte zu ziehen, wodurch auf ganz mechanische Weise die Wunde verschlossen wird, so daß die Blutung stets nur ganz gering ist (Fig. 18).

Aus der geringen Blutung an der Autotomiestelle erklärt es sich, daß man gleichzeitig mehrere Beine autotomieren lassen kann, ohne daß das Tier zugrunde geht. Es ist hierbei ganz gleichgültig, ob das Tier noch Regenerationsfähigkeit besitzt oder nicht. Ich ließ ein geschlechtsreifes Weibchen am 14. VI. auf jeder Seite drei Beine autotomieren. Die Spinne ertrug den Verlust der sechs Beine ohne weiteres. Sie nahm weiter Nahrung zu sich, legte am 21. VII. und 15. VIII. Eier und ging erst im November an Nahrungsmangel zugrunde. Wir sehen hieraus, daß durch den Verlust mehrerer Beine an der Autotomiestelle die Lebensweise der Spinne in keiner Weise beeinflußt wird.

4. Die Autotomie als Reflexerscheinung.

Daß es sich bei der Autotomie um einen Reflexakt handelt, stellte zuerst Frédéricq (25) in seiner Arbeit »Sur l'autotomie ou mutilation par voie réflexe comme moyen de défense chez les animaux« fest. Er sagt in dieser Arbeit, daß sich die Autotomie darstelle als »une véritable action réflexe«. Autotomie wurde vollzogen, sobald der sensible Nerv des Beines mechanisch, chemisch, durch Elektrizität oder durch Hitze stark gereizt wurde. Frédéricq weist darauf hin, daß der anatomische Sitz des Nervencentrums, die ventrale Ganglienmasse, schon mutmaßen läßt, daß es sich bei der Autotomie nur um einen reinen Reflexakt handelt, bei dem der Wille des Tieres in keiner Weise beteiligt ist.

Contejan (20) stellte hierüber Versuche an Heuschrecken an. Es gelang ihm nicht nur bei dekapitierten Tieren, sondern sogar an einem isolierten Metathorax Autotomie hervorzurufen. Auch Godelmann konnte bei *Bacillus Rossii* Autotomie an dekapitierten Tieren erzielen.

Bei den Spinnen handelt es sich bei der Autotomie ebenfalls um einen reinen Reflexakt. Autotomie findet nämlich auch dann statt, wenn das Oberschlundganglion durch einen Nadelstich zerstört ist. Lähmt man dagegen das Bauchmark, so findet keine Autotomie statt. Damit ist der Beweis erbracht, daß die Autotomie auch bei den Spinnen eine Reflexerscheinung ist. Zur Auslösung der Autotomie sind bei den Spinnen ziemlich starke Reize notwendig. Es ist daher erklärlich, daß Spinnen nicht autotomieren, wenn eins oder mehrere ihrer Beine an mit Leim bestrichenen Streichhölzern hängen bleiben. In diesen Fällen ist der Reiz zu gering, um eine Auslösung der Autotomie zu bewirken. Wäre aber die Autotomie dem Willen des Tieres unterworfen, so würde sich die Spinne durch Abwerfen der Beine zu retten suchen, da sie so, gleichsam gefesselt, elend zugrunde gehen muß.

IV. Vorgänge nach der Operation.

Die histologischen Vorgänge bei der Regeneration sind bereits von Wagner (75) und Schultz (67) so genau beschrieben worden, daß ich mich darauf beschränken kann, das Wichtigste kurz zu rekapitulieren. Durchschneiden wir ein Bein einer Spinne, so tritt aus der Wunde ein großer farbloser Blutstropfen, während sich gleichzeitig die durchschnittenen Muskeln, sowie Nerv und Blutgefäß etwas nach innen zurückziehen. Untersuchen wir diesen ersten Blutstropfen unter dem Mikroskop, so sehen wir zahlreiche farblose Blutkörperchen in ihm enthalten. Meist tritt nun nur noch ein kleines Blutröpfchen aus der Wunde, in dem nur noch sehr wenige Leucocyten vorhanden sind. Denn die Blutkörperchen werden durch Unebenheiten der Chitinwand zurückgehalten, verschlingen sich mit ihren Pseudopodien und bilden eine dicke Zellmasse, die dem Austreten des Blutes ein Ende macht. Wagner wies nach, daß auch das Fibrin des Blutes bei dem Wundverschluß eine wichtige Rolle spielt, indem es bei der Berührung mit der Luft gerinnt. Dieser Prozeß geht so schnell vor sich, daß die Blutung meist schon wenige Sekunden nach der Operation steht. Nach etwa 2 Minuten hat sich durch die Zellmasse noch ein kleiner klarer und durchsichtiger Plasmatropfen hindurchfiltriert, in dem wir keinen einzigen Leucocyten mehr entdecken können. Wir sehen also in dem Verhalten der Leucocyten und der Gerinnung des Fibrins eine Schutzeinrichtung, die an allen Stellen des Beines vom Tarsus an bis zur Autotomiestelle

in Wirkung treten kann. Natürlich wird diese Schutzeinrichtung um so eher und sicherer wirken, je kleiner die Wunde ist, besonders aber wird sie der Autotomiestelle zugute kommen, wo ja schon auf mechanischem Wege die Wunde fast ganz geschlossen wird. Ein Verbluten des Tieres nach Autotomie mehrerer Beine ist absolut ausgeschlossen. Dagegen versagt die Schutzeinrichtung oft, wenn es sich um Schnittverletzungen der Tibia, des Genu, des Femur und des Trochanter handelt. In diesem Falle treten mehrere Blutstropfen aus der Wunde, die alle zahlreiche Leucocyten enthalten, und die Tiere verbluten nach kurzer Zeit.

Ist die Wunde durch die Blutzellen provisorisch geschlossen, so löst sich die Matrix an der Wunde vom Chitinpanzer los, zieht sich zurück und verwächst mit ihrem durchschnittenen Rande, wodurch ein zweiter Verschluß der Wunde gebildet wird. Unterdessen beginnen die Leucocyten an der Wundfläche selbst eine Chitinschicht nach der andern abzusondern, so daß wir 3 Tage nach der Operation an Stelle des ursprünglichen, weißen Zellpfröpfchens ein dunkles Chitinpfröpfchen von ziemlicher Stärke vorfinden. Die Bildung des Chitinpfröpfchens durch Blutzellen erscheint wunderbar. Schultz (67) sagt: »Wie sonderbar es auch erscheinen mag, aber es scheinen gerade diese Zellen — nämlich die Blutkörperchen — das Chitin abzusondern.« In der Tat kann ich diese Angabe von Schultz nach meinen Untersuchungen bestätigen. Für die Möglichkeit einer Chitinbildung aus Blutzellen sprechen auch die Angaben Verhoeffs (73), nach denen bei *Carabus* die Wunden durch Blut und Chitin verstopft werden. Ähnlich und zwar mit folgenden Worten äußern sich Child und Young über den Wundverschluß bei den Nymphen der Agrioniden: »As in similar cases, this becomes more or less completely filled with a dark exudation, apparently partly chitinous in nature, which thus closes the opening and forms a dark-colored ‚scab'.«

Das Chitinpfröpfchen hängt nicht fest mit dem Chitinpanzer zusammen, sondern läßt sich durch einen leisen Druck mit der Pincette entfernen. Daß das Pfröpfchen wirklich aus Chitin besteht, wies schon Schultz durch die Krawkowsche Methode nach.

Unter diesem Chitinpfröpfchen vollzieht sich nun zunächst eine Degeneration der durchschnittenen Muskeln, die bei jüngeren Tieren etwa in 12 Tagen vollendet ist. Der Muskel verliert allmählich seine Querstreifung und wird schließlich aufgelöst. Die Kerne bleiben erhalten und sind vom Plasma umgeben. Dies sind die von

Barfurth und Volkmann beschriebenen Sarcoblasten. Aus diesen Sarcoblasten werden die neuen Muskeln regeneriert.

Nach Schultz lagern sich die Sarcoblasten an die Stellen der künftigen Muskeln und nehmen spindelförmige Gestalt an. Der Kern teilt sich dann und es entsteht aus jeder Muskelzelle eine neue Faser.

Ich will noch hervorheben, daß sich die Degenerations- und Regenerationsvorgänge auf das durchschnittene Glied, nach Autotomie auf die Coxa beschränken. Hiermit stimmen auch die neuesten Untersuchungen von Bordage überein. Nach einer vorläufigen Mitteilung von Bordage (14) degenerieren in dem Stumpf einer autotomierten Extremität von Orthopteren, Arachniden, Myriopoden und Decapoden die Muskeln völlig mit Ausnahme derer, die vom Thorax aus herantreten; ihre Kerne werden frei, teilen sich, und die Muskeln bilden sich neu. Sind die Beine verstümmelt worden, ohne daß Autotomie eintrat, so ziehen sich die Muskeln teilweise zurück, und die Histolyse tritt nur bei den zerrissenen Muskeln ein. Der Wundpfropf wird durch ein Blutcoagulum gebildet, das dann ein strukturloses Chitin abscheidet.

Bei geschlechtsreifen, nicht mehr regenerationsfähigen Spinnen und den Wasserspinnen, denen auch im jugendlichen Alter jede Regenerationsfähigkeit abgeht, wird die Wunde einfach durch ein Chitinpfröpfchen geschlossen. Nach einiger Zeit findet dann auch eine Degeneration der funktionslos gewordenen Muskeln statt.

Die Regeneration des neuen Beines vollzieht sich bei den Spinnen unterhalb des Chitinpfropfens, so daß das neue Bein aus Raummangel notwendigerweise spiralig wachsen muß, wie es schon Bordage (12) für alle Tracheaten nachwies. Erst nach der nächsten Häutung wird das Bein sichtbar und zeigt bisweilen noch kleine Knickungen, erstarkt aber sehr bald. Untersuchen wir ein eben regeneriertes Bein auf Schnitten, so sehen wir, daß das Bein noch nicht seine normale Beschaffenheit erlangt hat. Die Muskeln sind zwar vorhanden und liegen an den ihnen zukommenden Stellen, aber sie bestehen nur aus wenigen Muskelfasern (Fig. 19). Die Regeneration der Muskeln ist also beim Erscheinen des Beines noch nicht vollendet. Hieraus erklärt es sich, daß das junge Bein beim Laufen keine Verwendung findet, sondern vorsichtig in der Luft getragen wird; nur während der Ruhe wird das neue Bein leicht aufgestützt. Die Muskeln werden aber allmählich stärker und stärker. Fig. 20 zeigt uns einen Querschnitt durch die Coxa 8 Tage nach erfolgter Regeneration. Die vier Muskeln haben jetzt schon bedeutende Stärke erreicht, auch

Nerv und Blutgefäß sind deutlich sichtbar. Bis zur nächsten Häutung hat sich die Regeneration der Muskeln vollendet, und wir erhalten dann auf Schnitten wieder die normalen Bilder.

V. Schlußbetrachtung.

Auf Grund der oben erwähnten Tatsachen mag es angezeigt sein, auf zwei theoretische Fragen näher einzugehen.

Die erste Frage lautet: Ist bei der Regeneration die Neigung vorhanden, das verloren gegangene Gebilde gelegentlich in atavistischer Form wieder hervorzubringen? Mit andern Worten: Findet bei der Regeneration ein Rückschlag auf die Vorfahren statt?

Diese Theorie wurde schon im Jahre 1880 von Fritz Müller (53) aufgestellt und schien auf Grund seiner interessanten Beobachtungen gerechtfertigt. Er bemerkte nämlich, daß sich die langfingrigen Scheren einer brasilianischen Garneele, *Atyoida Potimirin*, durch den kurzfingrigen Typus der verwandten Gattung *Caridina* regenerierten. Die letztere Form soll die phylogenetisch ältere sein.

Diese Lehre Fritz Müllers wurde später von Weismann als wichtigste Stütze seiner Theorie verwendet, indem er sagt, daß die Umbildung der Regenerationsanlage immer viel langsamer geschehen muß, als die des Teils selbst, also der Gliedmaße.

In der Tat schien diese Lehre durch viele Regenerationsresultate bestätigt zu werden. Giard und Bordage beobachteten, daß bei pentameren Insekten an Stelle des abgeschnittenen Tarsus nur ein tetramerer regenerierte. Sie hielten dies für einen Rückschlag auf die primitiven Apterygoten, in deren Gruppe ja die Tetramerie vielfach vertreten ist.

Es konnte nun aber der Einwand gemacht werden, daß es sich hierbei um eine zu geringe Kraft der Regeneration handelte, so daß das verlorene Glied nur unvollkommen ersetzt wurde. Als indessen Barfurth (5) zeigt, daß nach Abschneiden der vierfingerigen vorderen Extremität des *Axolotl* eine fünfgliederige atavistische hervorwächst, war diesem Einwand der Boden entzogen.

Trotzdem hat dies Ergebnis die Gegner der Fritz Müllerschen Lehre nicht überzeugen können. Selbst Bordage sah sich später zu einer Einschränkung gezwungen. In seiner Arbeit: »Sur la régénération tétramérique du tarse des Phasmides« muß er zugeben, daß die Tarsen bei den Phasmiden bisweilen auch mit fünf Gliedern regenerieren.

Auch Godelmann erzielte bei *Bacillus Rossii* nach Autotomie oft einen pentameren Tarsus und hält es für gewagt, aus seinen Resultaten auf Atavismus schließen zu wollen.

Bateson und Brindley stellten Regenerationsversuche bei den nahverwandten Blattiden an und beobachteten, daß in zahlreichen Fällen nur tetramere Tarsen regeneriert wurden. Sie sind jedoch der Meinung, daß es sich in diesen Fällen nicht um das Fehlen eines Gliedes, sondern um Verschmelzung zweier Glieder handele.

Schultz beobachtete, daß bei Epeiriden nach Regeneration eines Beines statt der drei Krallen mitunter nur zwei Krallen am Tarsus ausgebildet waren, und daß dann die mittlere Kralle fehlte. Nun haben ja die Lycosiden und Drassiden bekanntlich nur zwei Krallen, und so könnte man in diesen Fällen auf Atavismus schließen. Schultz selbst aber ist nicht dieser Ansicht und sagt: »Doch kann wohl schwerlich dem Fortbleiben der dritten Kralle an regenerierten Spinnenfüßen eine andre Bedeutung zugemessen werden, als ein Beweis von Schwankung, Variation und Unbeständigkeit bei der Regeneration.«

Ich möchte hier noch die Worte Herbsts (37) erwähnen, der sich mit aller Bestimmtheit gegen die Fritz Müllersche Theorie wendet: »Wie Schultz bei Versuchen über die Regeneration von Spinnenfüßen an einem regenerierten Fuß eine Klaue mit sieben, die andre mit zwei Zähnen erhielt, während die normale Zahl fünf ist, so lehren diese und ähnliche Tatsachen nichts mehr, als daß bei der Regeneration, ebenso wie es häufig nur zu einer unvollkommenen Wiedererzeugung von geringem Differenzierungsgrade kommt, auch bisweilen eine Überproduktion der verlorenen Teile auftreten kann.«

Diese Behauptung kann ich vollauf bestätigen. Auch an den von mir untersuchten regenerierten Krallen der Tegenerien konnte ich sowohl die normale Zahl von Zähnen, nämlich neun bis zwölf, als auch weniger und auch mehr feststellen. Diese Schwankungen in entgegengesetzter Richtung sprechen direkt gegen die Lehre von Fritz Müller. Ich will noch hervorheben, daß ich an allen von mir untersuchten regenerierten Spinnenbeinen niemals ein Fehlen der mittleren dritten Kralle konstatieren konnte. Ich muß also erklären, daß ich aus den Resultaten, die die Versuche bei den Spinnen ergaben, niemals auf Atavismus schließen konnte.

Die zweite Frage ist die nach der Herkunft der Regenerationsfähigkeit, für deren Beantwortung meine Ergebnisse vielleicht nicht ohne Interesse sind. Man hielt nämlich die Fähigkeit zur Regeneration für eine von Anfang an vorhandene allgemeine Eigenschaft

des Lebendigen. Schon Réaumur (60) hatte im Jahre 1738 den Versuch gemacht, dies zu widerlegen. Réaumur erklärte nämlich, daß die Fähigkeit zur Regeneration besonders zerbrechlichen und häufigen Angriffen ausgesetzten Tieren eigen sei, sowie auch solchen, welche häufig in die Lage kämen, nur teilweise von andern verzehrt zu werden, wie z. B. die Regenwürmer usw. Aber seine Angaben fanden keine Beachtung und gerieten bald ganz in Vergessenheit. So blieb es denn Weismann vorbehalten, in dieser Beziehung bahnbrechend zu wirken. Weismann erklärte nämlich in seiner »Keimplasmatheorie«, daß die Fähigkeit der Regeneration nicht auf einer primären Eigenschaft des Bion beruhe, sondern eine besondere »Einrichtung«, eine »Anpassungserscheinung« an besondere Lebensbedingungen sei. Es gäbe keine allgemeine Regenerationskraft, sondern dieselbe sei bei ein und derselben Tierform abgestuft nach dem Regenerationsbedürfnis des Teiles, d. h. in erster Linie nach der Ausgesetztheit desselben.

Natürlich fand auch diese Theorie zahlreiche Gegner. Morgan (49), der Regenerationsversuche am Einsiedlerkrebs anstellte, schließt mit folgenden Worten: »es gibt keine Beziehung zwischen der Verlusthöhe und der Regenerationskraft eines Teiles«. Aber diese Behauptung wurde von Weismann in seiner neuen Arbeit »Tatsachen und Auslegungen in bezug auf Regeneration« widerlegt und erwies sich als unhaltbar.

Es war nun interessant festzustellen, ob bei den Spinnen wirklich gewisse Bildungsverhältnisse, die mit der Regeneration im Zusammenhang stehen, als echte Anpassungen angesehen werden müssen. Solche Bildungen sind die präformierte Bruchstelle am Trochanter der Spinnen und der die Autotomie auslösende Reflexapparat.

Dieselben Bildungen wiesen Bordage und Godelmann bei den Phasmiden nach. Hier erfolgte die Autotomie an der Verwachsungszone des Trochanter mit dem Femur. Bordage (11) glaubte diese Verwachsung auf den starken Zug, den die Beine bei der Häutung aushalten müssen, zurückführen zu dürfen. Aber Weismann widerlegt dies mit Recht mit folgenden Worten: »Es sei nicht wahrscheinlich, daß dieses Ziehen und Zerren bei der Häutung eine Anchylosierung des Gelenkes hervorrufen könne, und selbst wenn dies der Fall sei, so könne diese im individuellen Leben erworbene Bildung schwerlich vererbt werden.«

Weismann hält dagegen den Besitz der präformierten Stelle m Panzer, wie auch die auf eine bestimmte Stelle beschränkte

Regenerationskraft nicht für »primäre Zweckmäßigkeiten«, sondern für »sekundäre Einrichtungen«, für »Anpassungen« an ganz bestimmte, spezielle Bedingungen, die im Kampf ums Dasein erworben wurden.

Dieser Auffassung muß auch ich nach meinen Versuchen und Resultaten entschieden beipflichten. Die präformierte Stelle im Chitinpanzer der Spinnen muß in der Tat eine im Kampf ums Dasein erworbene »sekundäre Einrichtung« sein; denn weder beim Abstreifen der Eihülle, noch bei den zahlreichen Häutungen tritt die Autotomie jemals in Tätigkeit. Die Fähigkeit zur Autotomie muß also im Kampf ums Dasein erworben sein, als es sich herausgestellt hatte, daß gerade die langen Beine der Spinnen ihren Gegnern gute Angriffspunkte boten. Dafür spricht auch einerseits der Umstand, daß die Spinnen gerade auf mechanische Reize am besten reagieren, anderseits die Tatsache, daß man in der Natur häufig Spinnen findet, die ein oder mehrere Beine verloren haben. Von 100 Spinnen haben nach meinen Beobachtungen etwa nur 70% sämtliche acht Beine. Da nun bei der Häutung keine Beine verloren gehen, so bleibt nur die Möglichkeit, daß die Spinnen bei eintretender Gefahr diese Beine autotomiert haben und dadurch ihren Verfolgern entgangen sind.

Legen wir uns nun die Frage vor, ob außer der präformierten Stelle noch andre »zweckmäßige Einrichtungen« bei den Spinnen getroffen sind, um die Autotomie zu begünstigen, so tun wir gut, die anatomischen Verhältnisse der auf dem Lande lebenden Spinnen mit denen der Wasserspinne zu vergleichen; denn bei den Wasserspinnen gelang es mir nie, Regeneration und Autotomie zu erzielen. Daß den Wasserspinnen die Fähigkeit zur Regeneration und Autotomie abgeht, erklärt sich daraus, daß sie ihre Wohngewebe zwischen untergetauchten Wasserpflanzen sehr versteckt anlegen und daher weniger Verlusten von Gliedmaßen ausgesetzt sind. Werden sie aber angegriffen, so werden sie von ihren Verfolgern, den Fischen, in toto verschluckt, weshalb eine Autotomie der Beine zwecklos ist.

Untersuchen wir nun ein Bein der *Argyroneta aquatica* an der Autotomiestelle, so fällt uns sofort auf, daß die präformierte Stelle, die »conditio sine qua non«, am Trochanter fehlt. Die Muskulatur ist zwar genau so angeordnet wie bei den Tegenerien, doch ist der Strecker des Femur, der durch den Trochanter hindurchtritt, bei den Wasserspinnen bedeutend stärker. Schließlich finden wir an der Unterfläche des Trochanter an Stelle des weit vorspringenden Chitinfortsatzes nur eine Verdickungsleiste.

Ich kann also behaupten, daß bei den auf dem Lande lebenden

Spinnen folgende »zweckmäßige Einrichtungen« getroffen worden sind, um die Autotomie zu ermöglichen:

1) am Trochanter hat sich die präformierte Stelle im Panzer gebildet,

2) es ist ein die Autotomie auslösender Reflexapparat angelegt worden,

3) der Strecker des Femur, der durch den Trochanter tritt, ist, da seine Insertionsstelle aus Raummangel nicht distalwärts verschoben werden konnte, auf das äußerste reduziert worden, um bei der Autotomie möglichst wenig Widerstand zu leisten,

4) an der Unterseite des Trochanter hat sich der Chitinfortsatz gebildet, der weit ins Innere des Beines vorspringt und die Weichteile bei der Autotomie durchschneidet. Er ist ad hoc geschaffen, denn er fehlt den nicht autotomierenden Wasserspinnen,

5) der Beuger des Femur hat sich die Fähigkeit angeeignet, im Augenblick der Autotomie als Brechmuskel zu wirken, indem er bei seiner Kontraktion, sobald das Bein fixiert ist, die Unterseite des Trochanter der Oberseite nähert und dadurch mit Hilfe des Chitinvorsprungs die Weichteile zerschneidet.

Literaturverzeichnis.

1. Ausserer, A., Beobachtungen über Lebensweise, Fortpflanzung und Entwicklung der Spinnen. Zeitschr. des Ferdinandeums. 13. Heft. 1867. S. 181.
2. – – Beiträge zur Kenntnis der Territelariae. Verhandl. der zool.-botan. Gesellsch. Wien. 1871—1876.
3. Banks, J., Ann. Mag. IV. 1829. S. 430.
4. Barfurth, Zur Regeneration der Gewebe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVII. 1891.
5. —— Regeneration und Involution. Bonnet und Merkel, Ergebnisse der Anatomie. 1898. II. 8. S. 656.
6. Bertkau, Ph., Versuch einer natürlichen Anordnung der Spinnen. In: Arch. f. Naturgeschichte. Berlin 1878.
7. Bordage, Edm., Phénomènes d'autotomie observés chez les Nymphes de Monandroptera inuncans et de Raphiderus scabrosus. Compt. Rend. Paris 1897. Vol. 124. p. 210.
8. —— Phénomènes d'autotomie chez des Phasmides appartenant aux genres Monandroptera et Raphiderus. Ebendas. p. 378.
9. —— Sur la régénération chez les Phasmides. Ann. Soc. Ent. France. 1898. Vol. 67. p. 87.
10. —— Sur les localisations des surfaces de régénération chez les Phasmides. Compt. Rend. des séances de la Soc. Biol. Paris 1898. p. 837.
11. —— Sur le mode probable de formation de la soudure-femoro-trochantérique chez les Arthropodes. Ebendas. p. 839.

12) Bordage, Edm., Sur le mode de croissance en spirale des appendices en voie de régénération chez les Arthropodes. Ebendas. p. 855.
13) —— Régénération des membres chez les Mantides et constance de la tétramérie du tarse des membres régénérés après autotomie chez les Orthoptères pentamères. Compt. rend. Acad. Sc. Paris 1899. T. 28. No. 26. p. 1593.
14) —— Contribution à l'étude de la régénération des appendices chez les Arthropodes. In: Bull. Soc. Ent. France. 1900. p. 304.
15) Bösenberg, W., Die Spinnen Deutschlands. Chun, Zoologica. Bd. 14. H. 35. S. 289. 1902.
16) Brandt, Recherches sur l'anatomie des Araignées. In: Ann. d. Scienc. nat. Paris 1880.
17) Brindley, On the Regeneration of the Legs in the Blattidae. Proc. Zoolog. Soc. London. 1897. p. 903.
18) —— On certain Characters of reproduced Appendages in Arthropoda particularly in the Blattidae. Proc. Zoolog. Soc. London. 1898. p. 924.
19) Burmeister, Handbuch der Entomologie. Berlin 1838. Bd. I.
19a) Child, C. M., and Young, A. N., Regeneration of the Appendages in Nymphs of the Agrionidae. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XV. 1903.
20) Contejan, Sur l'autotomie chez la Sauterelle et le Lezard. Compt. rend. des séances de l'Acad. de sc. 1890. p. 111.
21) Dahl, Friedrich, Analytische Bearbeitung der Spinnen Norddeutschlands. Kiel 1883.
22) —— Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Insektenbeine. Berlin 1894.
23) —— Über abgebrochene Copulationsorgane männlicher Spinnen im Körper des Weibchens. Sitzber. Ges. Nat. Fr. Berlin. 1902. Nr. 2. S. 36.
24) Fraisse, Paul, Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren. Biol. Centralbl. 1886. S. 225.
25) Frédéricq, Sur l'autotomie ou mutilation par voie réflexe comme moyen de défense chez les animaux. Archives de Zool. expérim. Sér. 2. Paris 1883. p. 413.
26) —— Les mutilations spontanées ou l'autotomie. Revue scientif. III. Sér. 12. Paris 1886. II. p. 613.
27) —— L'autotomie chez les étoiles de mer. Revue scientif. III. Sér. 13. 1887. I. p. 589.
28) Gaubert, M. P., Recherches sur les Arachnides. Paris 1892.
29) Giard, L'autotomie dans la série animale. Revue scientif. Sér. 3. Paris 1887. p. 629.
29a) Godelmann, R., Beiträge zur Kenntnis von Bacillus Rossii Fabr. mit besonderer Berücksichtigung der bei ihm vorkommenden Autotomie und Regeneration einzelner Gliedmaßen. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XII. 1901.
30) Grube, Ed., Einige Resultate aus Untersuchungen über die Anatomie der Araneiden. Müllers Archiv f. Anat. 1842. S. 296.
31) Hahn, Carl Wilh., Monographie der Spinnen. Nürnberg 1820.
32) Hahn und Koch, Die Arachniden. Nürnberg 1831—1848.
33) Heincken, Experiments and Observations on the casting off and reproduction of the legs in Crabs and Spiders. Zoologic. Journal. Vol. IV. 1829. p. 284.
34) —— Observations on the reproduction of the membres in Spiders and Insects. Ann. Mag. Vol. IV. 1829. p. 422.

35 Henking, Biologische Beobachtungen an Phalangiden. Zool. Jahrb. Bd 3. 1887. Abt. Syst. S. 319.
36 Herbst, Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle der Augen. I. Mitteilung. Archiv f. Entw.-Mech. 1895. Bd. II. S. 544.
37) —— II. Mitteilung. Ebendas. 1899. Bd. IX. S. 215.
38 Klein, Edm. J., Regeneration, Transplantation und Autotomie im Tierreich. Fauna Luxemburg. 5—7. 1895—1897. S. 220.
39 Krauss, Selbstverstümmelung bei den Heuschrecken. Prometheus. 9. 1898. S. 634.
40 Krawkow, Über verschiedenartige Chitine. Zeitschr. f. Biologie. Bd. XXIX. 1892.
41 Kupffer, C., Regeneration und Atavismus. Verh. Anat. Gesellsch. 10. Vers. S. 2.
42 Lendl, A., Über die morphologische Bedeutung der Gliedmaßen bei den Spinnen. Mathem.-naturw. Berichte aus Ungarn. Budapest u. Berlin. Bd. 4. 1886.
43 Lepeletier, M., Extrait d'un Mémoire sur les Araignées. Nouv. Bulletin Scienc. Soc. Philomat. Paris. T. III. Jahrg. 5. 1812. p. 248.
44 Locy, W. A., Embryologie der Spinnen. Biol. Centralbl. Bd. 6. 1886—1887. S. 559.
45 Loeb, Bemerkungen über Regeneration. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. II. 1895. S. 250.
46 Menge, A., Über die Lebensweise der Arachniden. Schriften der naturf. Gesellsch. zu Danzig. 1843.
47) —— Preußische Spinnen. Ebendas. 1866—1880.
48 Metschnikoff und Soudakewitsch, La phagocytose musculaire. Annales de l'Institut Pasteur. 1892.
49 Morgan, T. H., Regeneration and Liability to Injury. Zoolog. Bull. Vol. 1. No. 6. Boston 1898.
50 —— Further experiments on the regeneration of the appendages of the Hermitcrab. Anat. Anz. Bd. 17. 1899. S. 1.
51 —— Regeneration of the Appendages of the Hermit-Crab and Crayfish. Anat. Anz. Bd. 20. 1902. Nr. 23/24. S. 598.
52 Morin, J., Zur Entwicklungsgeschichte der Spinnen. Biol. Centralbl. Bd. 6. 1886—1887.
53 Müller, Fritz, Haeckels biogenetisches Grundgesetz bei der Neubildung verlorener Glieder. Kosmos. Bd. 8. 1880—81. S. 388.
54 Nauwerk, Über die Muskelregeneration nach Verletzungen. Jena 1890.
55) Ohlert, Die Araneiden der Provinz Preußen. Leipzig 1867.
56) Plateau, Observations sur l'Argyronète. Ann. des Scienc. nat. 1867.
57) Przibram, H., Regeneration bei niederen Crustraceen. Zool. Anz. Bd. 19. 1896. S. 424.
58) —— Regeneration bei Crustaceen. Arbeiten a. d. Zool. Institut d. Univers. Wien. T. XIV. Heft 2. Wien 1899. S. 163.
59 —— Experimentelle Studien über Regeneration. Archiv f. Entw.-Mech. 1902 Bd. XIII. 4. Heft. S. 507.
60) Réaumur, Mém. pour servir à l'hist. Insectes. Paris 1738.
61) Reeker, H., Das Geschlechtsleben der Spinnen. 23. Jahresber. Westfäl. Prov.-Ver. Münster 1893. S. 56.
62) —— Neuere Beobachtungen aus dem Leben der Spinnen. Ebendas. S. 43.

63) Riggenbach, Eman., Beobachtungen über Selbstverstümmelungen. Zool. Anz. Bd. 24. S. 587. 1901.
64) Rössler, Rich., Beiträge zur Anatomie der Phalangiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVI. 1882.
65) Schimkevitsch, Sur l'anatomie de l'Epeire. Zool. Anz. Leipzig 1881.
66) Schlechtendahl, Die Gliederfüßler mit Ausschluß der Insekten. Leipzig 1881.
67) Schultz, Eugen, Über die Regeneration von Spinnenfüßen. Travaux de la Soc. Imp. Natural. St. Pétersbourg. Vol. 29. Livr. 1. C. R. No. 2. 1898. p. 94.
68) —— Aus dem Gebiet der Regeneration. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVI. 20. X. 1899. Heft 4.
69) —— Über Regeneration bei Polycladen. Zool. Anz. Bd. 24. 1901.
70) Tornier, G., Über Hyperdactylie, Regeneration und Vererbung. Archiv f. Entw.-Mech. 1896. Bd. III. S. 469.
71) —— Bein- und Fühlerregeneration bei Käfern und ihre Begleiterscheinungen. Zool. Anz. Bd. 24. 1901. S. 634 u. 649.
72) Treviranus, Über den inneren Bau der Arachniden. Nürnberg 1812.
73) Verhoeff, Über Wundheilung bei Carabus. Zool. Anz. Bd. 19. 1896.
74) Volkmann, Über die Regeneration des quergestreiften Muskelgewebes bei Menschen und Säugetieren. Experimentelle Untersuchungen. Zieglers Beiträge zur patholog. Anatomie. Bd. XXI. 1892.
75) Wagner, W., La régénération des organes perdus chez les Araignées. Bull. de la Soc. Imp. des Natural. de Moscou. Moscou 1887. No. 4. Tome 1. p. 871.
76) —— L'araignée aquatique. Son industrie et sa vie. Bull. de la Soc. Imp. des Natural. de Moscou. Moscou 1900. p. 61.
77) Wasmann, A., Beiträge zur Anatomie der Spinnen. Abhandl. aus d. Geb. d. Naturwiss., herausg. v. d. naturwiss. Verein in Hamburg. Bd. 1. 1846. S. 131.
78) Weismann, A., Keimplasmatheorie der Vererbung. Jena 1892.
79) —— Tatsachen und Auslegungen in bezug auf Regeneration. Abdruck a. d. Anat. Anz. Jena 1899. Bd. XV. S. 445.
80) Werner, Selbstverstümmelung bei Heuschrecken. Zool. Anz. Bd. 15. 1892. S. 58.
81) Zander, E., Vergleichungen und kritische Untersuchungen zum Verständnisse der Jodreaktion des Chitins. Arch. Phys. Pflüger. Bd. 66. 1897. S. 545.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVII.

Fig. 1. Junge weibliche Tegenerie, die gleichzeitig vier Beine regeneriert hat. Die Regeneration vollzog sich in 29 Tagen.

Fig. 2. Ältere weibliche Tegenerie, die nur das rechte Vorderbein regeneriert hat.

Fig. 3. *a* normales Bein einer weiblichen Tegenerie, das an der punktierten Linie abgeschnitten wurde, *b* verkümmerte Regeneration des abgeschnittenen Teiles infolge schlechter Fütterung. Das Regenerat zeigt keine Gliederung und trägt an der Spitze eine einzige stark verkümmerte Kralle.

Fig. 4. *a* normales Bein einer Tegenerie, *b* dasselbe Bein in regeneriertem Zustand, 3 Tage nach der Regeneration. Das Bein hat schon normale Färbung angenommen, doch fehlen noch die Stachelhaare und Borsten.

Fig. 5. *a* regenerierter Tarsus und Metatarsus nach der ersten, *b* nach der dritten Häutung.

Fig. 6. Drei regenerierte Krallen. Die zwei Hauptkrallen normalerweise mit neun Zähnen. *S* Sehne des Streckers, die sich spaltet, *B* Sehne des Beugers.

Fig. 7. Normale Kralle mit zwölf Zähnen.

Fig. 8. Einzelne regenerierte Kralle mit nur sieben Zähnen.

Fig. 9. Ältere weibliche Tegenerie, welche die beiden Vorderbeine und rechts zwei, links drei Palpenglieder regeneriert hat. Die Regeneration vollzog sich in 45 Tagen.

Fig. 10. Regeneration der rechten drei Palpenglieder einer weiblichen Tegenerie.

Fig. 11 *a*. Kopf eines Männchens, dem kurz nach der vorletzten Häutung die rechte Palpe in der Mitte des vorletzten Gliedes abgeschnitten wurde.

Fig. 11 *b*. Derselbe Kopf nach der letzten Häutung. Links hat sich das Copulationsorgan gebildet, rechts ist keine Regeneration erfolgt.

Fig. 12. Alte weibliche Tegenerie, die das dritte rechte Bein regenerirt hat. Das Bein ist sehr klein, da das Tier schon vor der letzten Häutung stand.

Fig. 13. Weibliche Tegenerie, die das erste rechte Bein regeneriert hat. Das Bein ist verhältnismäßig groß, da die Spinne erst fünf Häutungen hinter sich hatte.

Fig. 14. Junge weibliche Tegenerie, die nach 32 Tagen gleichzeitig sechs Beine regeneriert hat.

Tafel XVIII.

Fig. 15. Querschnitt durch den Cephalothorax an der Ansatzstelle eines Beines. *C* Coxa, *Tr* Trochanter, *Fe* Femur, *S* Senker des Beines, *H* Heber des Beines. *R* Rückwärtsbeweger, *V* Vorwärtsbeweger, *Bm* Bauchmark, *N* Nerv, *Bl* Blutgefäß, *Btr* Beuger des Trochanter. *Str* großer Strecker des Trochanter, *str* kleiner Strecker des Trochanter, *Bfe* Beuger des Femur, *Sfe* Strecker des Femur, *P* präformierte Stelle, *Chv* Chitinvorsprung, *Bs* Blindsäcke des Darmes, *Sm* Saugmagen, *Isk* inneres Skelet, *Esm* Erweiterungsmuskel des Saugmagens, *Hsm* Heber des Saugmagens, *Nkw* Näherer der Körperwände, *Bg* Beuger des Genu, *Sg* Strecker des Genu.

Fig. 16. Idealer Längsschnitt durch ein Spinnenbein.
N Nerv, *Btr* Beuger des Trochanter, *Str* großer, *str* kleiner Strecker des Trochanter, *Sfe* Strecker, *Bfe* Beuger des Femur, *Sg* Strecker, *Bg* Beuger des Genu, *St* Strecker, *Bt* Beuger der Tibia, *Smt* Strecker, *Bmt* Beuger des Metatarsus, *Skr* Strecker, *Bkr* Beuger der Krallen, *Ss* Sehne des Streckers, *Sb* Sehne des Beugers.

Fig. 17. Autotomierter Teil eines Beines.
Tr Trochanter, *Fe* Femur, *Sfe* der durchschnittene Strecker des Femur, *Bfe* Beuger des Femur, *Sg* Strecker, *Bg* Beuger des Genu. *N* Nerv.

Fig. 18. Nichtautotomierter Teil des Beines.

Ce Cephalothorax, *C* Coxa, *Btr* Beuger, *Str* großer, *str* kleiner Strecker des Trochanter, *Sfe* der durchschnittene Strecker des Femur, *N* Nerv.

Fig. 19. Längsschnitt durch ein eben regeneriertes Bein.

Fe Femur, *G* Genu, *Sg* Strecker, *Bg* Beuger des Genu, *T* Tibia, *St* Strecker, *Bt* Beuger der Tibia, *Mt* Metatarsus, *Skr* Strecker, *Bkr* Beuger der Krallen.

Fig. 20. Querschnitt durch eine regenerierte Coxa 8 Tage nach der Regeneration.

N Nerv, *Bl* Blutgefäß, *Btr* Beuger, *Str* großer, *str* kleiner Strecker des Trochanter, *Sfe* Strecker des Femur.

Zum Schlusse erfülle ich die angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. Chun, sowie Herrn Professor Dr. zur Strassen und Herrn Dr. Woltereck meinen verbindlichsten Dank auszusprechen für ihre gütige Anregung und Unterstützung bei Anfertigung dieser Arbeit und für das Interesse, das die Herren stets meinen Versuchen zukommen ließen.

Vita.

Ich, Hermann Paul Friedrich, evangelischer Konfession, wurde am 30. Dezember 1875 als Sohn des verstorbenen Kaufmanns Hermann Friedrich und seiner Ehefrau Marie, geb. Rauch, zu Berlin geboren. Seit Ostern 1882 besuchte ich daselbst das Köllnische Gymnasium, das ich Ostern 1895 verließ. Ich widmete mich hierauf dem Studium der Zahnheilkunde, bestand am 9. Mai 1898 das zahnärztliche Staatsexamen und genügte vom 1. Oktober 1898 meiner Militärpflicht beim 3. Garde-Regiment z. F. Seit Oktober 1899 studierte ich in Leipzig Naturwissenschaften und hörte die Vorlesungen der Herren Professoren Chun, Credner, Pfeffer, zur Strassen und des Herrn Dr. Woltereck.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Fig. 1.

Fig. 2.

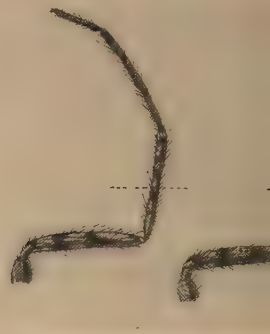


Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

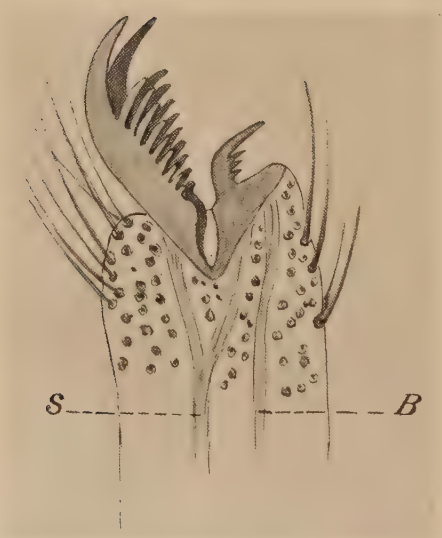


Fig. 6.

Fig 8.

Fig. 7.

Verlag von

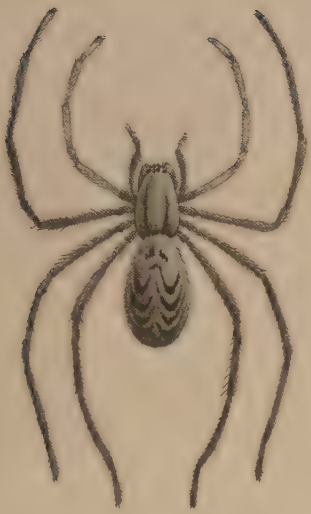


Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

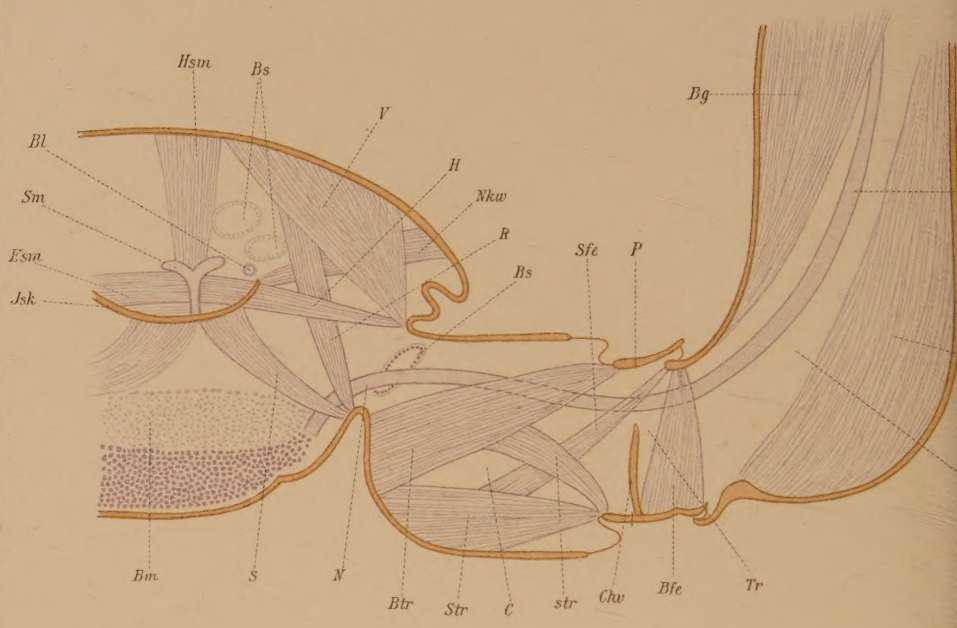
Fig. 13.

Fig. 12.

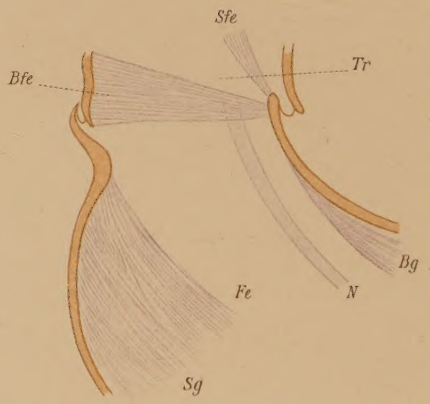
Fig. 14.

gelmann in Leipzig.

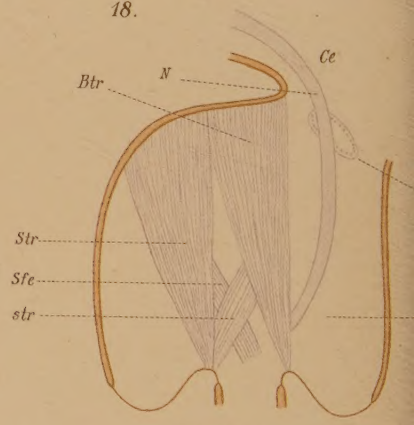
15.


Hsm
Bs
V
Bl
H
Sm
Nkw
R
Esm
Sfe
P
Jsk
Bs
Bg
Bm
S
N
Btr
Str
C
str
Chw
Bfe
Tr

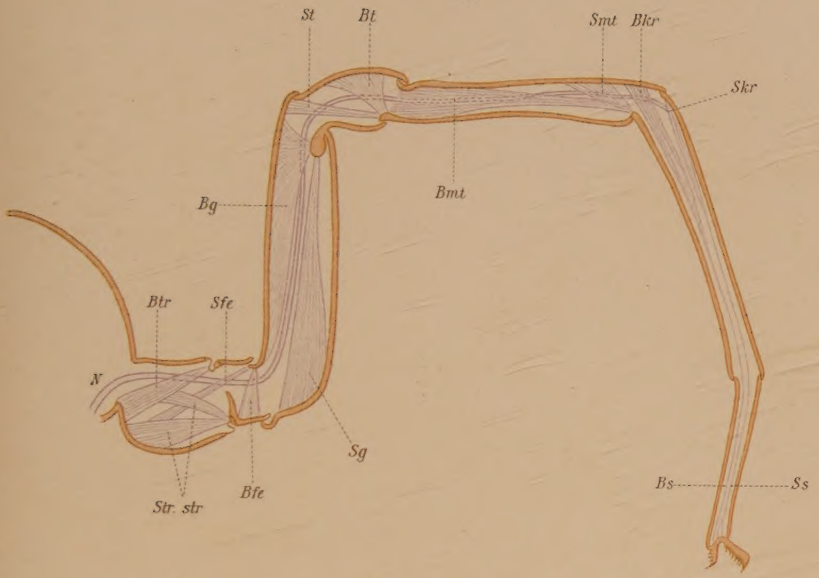
17.


Sfe
Bfe
Tr
Bg
Fe
N
Sg

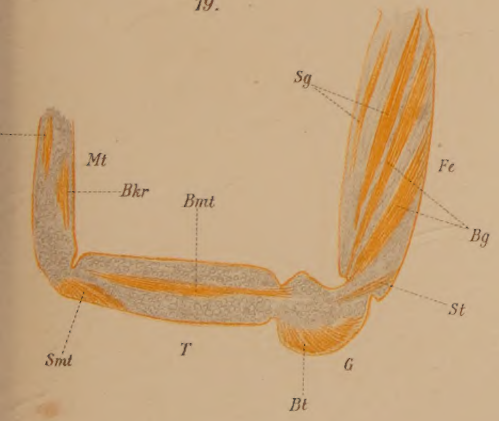
18.


Ce
Btr
N
Str
Sfe
str

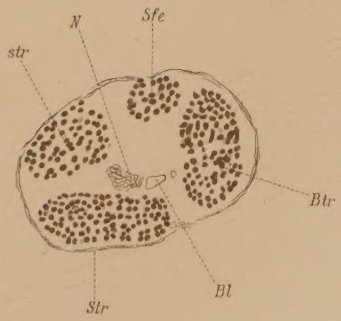
16.


St
Bt
Smt
Bkr
Skr
Bmt
Bg
Btr
Sfe
N
Sg
Bfe
Str. str
Bs
Ss

19.


Sg
Mt
Bkr
Bmt
Fe
Bg
St
Smt
T
G
Bt

20.


N
Sfe
str
Btr
Bl
Str